

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Издаётся с 1946 года. Айастаны кенсабанакай андес, выходит 12 раз в год на армянском и русском языках.

«Հայաստանի կենսաբանական թանգարանի և Գեոստատիստիկայի 1 Հայկական ՄՈՋ Գիտությունների ակադեմիայի կողմից և ստանդարտ 1 հոդվածները բնագրերից, կենդանաբանության, ֆիզիոլոգիայի, կենսաֆիզիոլոգիայի, մանրէաբանության, գենետիկայի և բնագիտության կիրառական կենսաբանության այլ բնագրերի վերաբերյալ հանրահայտ և սովորական լեզուներով:

Տարեկան լրաց 1 տեսնում հանդիսի 12 համար: Բաժանագրագինն է \$ 0 40 կ: Բաժանագրագրությունն ընդգծվում է Աշխարհագրորդ բորսը բաժանումներով:

«Биологический журнал Армении—научный журнал, издаваемый Академией наук Армянской ССР, публикует оригинальные статьи по ботанике, зоологии, физиологии, биохимии, микробиологии, генетике и другим отраслям общей и прикладной биологии на армянском и русском языках. Издается 12 раз в год, подписная цена за год 0 руб. 40 коп. Подписку на журнал можно производить во всех учреждениях Союзности»

ՀՈՋ ԳԱ Գրատարանություն, Հայաստանի կենսաբանական թանգարան, 1986

Издательство АН Армянской ССР, Биологический журнал Армении, 1986

Կենսաբանական կոլեկտիվ՝ Զ. Գ. Աֆրիկյան (գլխավոր խմբագիր), Ս. Մ. Ավագյան, Վ. Ն. Ավետիսյան, Հ. Գ. Բակրյան, Ա. Շ. Գալստյան (գլխավոր խմբագրի սեզոնային), Մ. Ա. Գալստյան, Վ. Ս. Գալստյան, Ն. Ս. Հարությունյան (ստատիստիկական բարոյագր), Ռ. Մ. Հարությունյան, Վ. Հ. Կարամյան, Ս. Հ. Կարամյան:

Կենսաբանական խմբերով՝ է. Գ. Աֆրիկյան (Կախապահ), Ն. Ն. Ահրամյան, Վ. Շ. Արարատյան, Հ. Ս. Արարատյան, Գ. Ն. Բարսեղյան, է. Ս. Կարամյան, Ա. Ա. Գալստյան, Ա. Հ. Բախապահյան, Գ. Ա. Կարամյան, Ս. Գ. Կարամյան, Մ. Գ. Հովհաննիսյան, է. է. Հովհաննիսյան, է. Ս. Կարամյան, Ա. Ա. Կարամյան, Մ. Ն. Չալչախյան, Կ. Ս. Գրիգորյան:

Редакционная коллегия: Э. К. Африкян, (главный редактор), Ц. М. Аветисян, В. Е. Аветисян, Ж. Н. Акибян, Е. С. Арутюнян (ответственный секретарь), Р. М. Арутюнян, О. Г. Багдасарджян, А. Ш. Галегян (зам. главного редактора), М. А. Давтян, В. О. Казарян, К. Г. Каргезян, С. О. Мовсисян.

Редакционный совет: Э. К. Африкян (председатель), А. С. Аветисян, В. Ш. Атабасян, П. Н. Арутюнян, Л. Н. Бабалян, Ж. Н. Габриелян, А. А. Галоян, Л. С. Гамбарян, С. К. Караметян, А. А. Мангосеян, М. Г. Оганесян, Л. Л. Осипян, К. С. Погосян, А. Н. Тахтаджян, П. А. Хуршудян, М. Х. Чайванян.

Адрес редакции: 375019, Ереван, пр. Маршала Баграмяна, 24-г, ком. 11. Тел. 58-01-97

Editorial address: 375019, Yerevan, Marshal Bagramian Avenue 24-g.

Ответственный за номер Казарян В. С. Технический редактор Аветисян Л. А.

Տպարանը պատրաստվել է 1986 թ. Մարտի 1-ին 108 (1984 թ. ԿՊ 04502) էջերով: Տպարանը պատրաստվել է 1986 թ. Մարտի 1-ին 108 (1984 թ. ԿՊ 04502) էջերով: Տպարանը պատրաստվել է 1986 թ. Մարտի 1-ին 108 (1984 թ. ԿՊ 04502) էջերով: Տպարանը պատրաստվել է 1986 թ. Մարտի 1-ին 108 (1984 թ. ԿՊ 04502) էջերով:

Издательство Академии наук Армянской ССР, Ереван, пр. Маршала Баграмяна, 24-г.
Типография Издательства АН АрмССР, Ереван-19, пр. Маршала Баграмяна, 24.

ՌԻՎԱՆՏԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

Չուգաբյան Վ. Ը., Գավթյան Վ. Ա., Հաբուրյանյան Ս. Ը. Մի թանի ժողովրդական և թփային բույսերի բողբոջների ֆիզիոլոգիական տարրաբաժանումը՝ կապված ծաղկման ատմության հետ 551

Սիմոնյան Ա. Լ., Խաչատրյան Գ. Է., Թաթևիկյան Ս. Շ., Ավագյան Մ. Մ. Ամինաթթուների առաջնային ծանրացման և փոփոխման դերը մեթոդների զարգացման որոշ տեղեկեցումներ 553

Միշենյալ Վ. Գ., Հաբուրյանյան Ն. Ա. Առեղծատերևաբույսերի վեգետատիվ բազմացումը և արտադրանքային համակարգի կազմակերպումը 567

Տանին Բ. Ա., Հունյանյան Ե. Ս. Խոտորվի պետական արդյունաբերական ստորաբաժանների տեսակաչափերի կազմը և օրական արտադրությունը 572

Հերբեկյան Ե. Կ., Ջանեկմեն Կ. Ա. Կորիզային Հայաստանի ֆաունայի վերաբերյալ (Hymenoptera, Pteromalidae) 578

Գարբիելյան Ե. Ց. Merendera mit. variae (Liliaceae) նոր նշանակված տեսակ Հայաստանից 581

Սիմոնյան Ա. Ա., Աղաբաբյան Ա. Կ. Սկզբնական վարակի տարածման գործում խնձորենու արտադրողի տեղեկությունների հարուցիչ դերի մասին 585

Հաբուրյանյան Է. Ա., Պոզոբյան Կ. Ս., Խաչատրյան Գ. Գ. Խաղողի վազի պիտանքային ֆունկցիոնալ գործունեության ցրտահարումների նկատմամբ՝ կապված հանրային սնուցման ուղիների հետ 589

Միսայիկյան Է. Մ., Սիխրաբյան Վ. Գ. Էլեուտերակոկի հակաօքսիդանտային նստվածքայինները 593

Կանայան Ա. Ս., Տիտովա Գ. Գ., Սիմախյան Գ. Ս., Գոլովյովա Գ. Մ., Արաբաբյան Բ. Գ., Մարգարյան Տ. Ա. Էքսպերիմենտալ պոստկոնսերվացիոն պաթոմորֆոզը որոշ զեղու-նյութների ազդեցության տակ 597

Խաչատրյան Զ. Կ., Փոշարյան Ռ. Գ. Բաղնիքի ձկների ուլտրամանուշակագույն ճառագայթա-հարմարանքային ազդեցության օգտակար անտեսական նստվածքների և բարձրագույն նյարդային գործունեության վրա ունեցած ազդեցությունը 603

Համատար հաղորդումներ

Փառոյան Գ. Ք. Խոտորածաղիկների նոր և հազվագյուտ տեսակներ (ընտ. Orchidaceae) Հայաստանի ֆլորայից 607

Արևշատյան Ի. Գ. Ֆորեստիկական Եռույթներ Astragalus L. սևի շուրջ Հայկական ՍՍՀ-ից 610

Գրիգորյան Մ. Գ. Հայաստանի համար հազվագյուտ բուսատեսակներ Խոտորվի պետական արդյունաբերական 612

Ոսկանյան Վ. Ն., Հաբուրյանյան Մ. Գ., Ունանյան Ա. Ա. Գրիմոր գետի հովտի ֆլորայի և բուսականության մասին 616

Չաբոյան Զ. Զ. Ֆորեստիկական Եռույթների Գեղամա լեռնավահանից 619

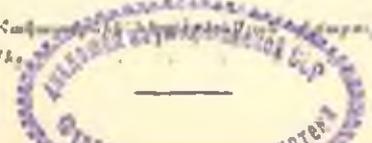
Սեմանյան Շ. Գ., Տեր-Հախատրյան Յու. Զ., Փանոսյան Ա. Գ., Ավետիսյան Գ. Մ., Նիկիչչենկո Մ. Ե., Մեղակոնյան Վ. Զ. Սպիտակ մկների խրոնիկական ստաֆիլակոկոսի և ինֆեկցիայի մոդելի վրա (Rhyzonia alba) արմատների կոմպոնենտների ազդեցության ուսումնասիրություններ 618

Հովհաննիսյան Վ. Ա., Տեառնյան Ա. Ե. նոր հարմարանք մողեսների (Diptera, Tabanidae) Բրիտանիայի որսի համար 620

Արաբաբյան Ս. Մ., Արաբաբյան Ս. Ա., Կաղոյան Ա. Գ. Մարգարեգետան-տափաստանային տեսակների կենսաբանական ակտիվություններ 622

Գիտության պատմություն

Վաղարշյան Ս. Ա. Հորմոնային և համակարգիչային կազմակերպման դերը միջնադարյան Հայ բուսաբանության մեջ 624



Գավրյան Մ. Ա., Ռայկով Վ. Ա., Գոբրիլյան Գ. Ա., Իսնիկյան Ս. Ռ. Ը-ամինաթթվային օքսիդադալավ ամինաթթուների սպեմիկ խոսկուրդների Ը-իզոմերների ճեղքման ժամանակ	633
Բարախանյան Ռ. Վ., Բոբոզադկո Վ. Կ., Պետրով Լ. Վ. Կարբոսի՛նճեզոթրինի պարունակությունը արյունատար սխտեմի տարրեր հատվածներում անխածնի օքսիդով սուր թունավորումների դեպքում	634
Յվիվի՛ու՛մովա Նվ. Ն. Վարակի տարրեր ղոզաների աղղեցությունը անվույտի հետ պայարարակտերիաների սպուրիպտիդ ձևերի սիմբոզիկ էֆեկտիվության վրա	634
Իսրայան Հ. Հ., Մոկացյան Վ. Վ. Տարրեր իսեկտիցիդների արդյունավետությունը գոտնոր կեղծ վահանակրի դեմ	635
Քոչարյան Ն. Ի., Մինասյան Ս. Ա. Արարատյան հարթավայրի օշկերա-աղուտային կիսանապատների բույսերի կերային նշանակությունը	636
Իսրայան Ա. Լ., Անևյան Լ. Հ. Պրոմետրինի աղղեցությունը զագարի բույսերում աղուտային ֆրակցիաների պարունակության վրա	637

Լ Ե Մ Ա Ն Ա

Մարիեկովա Ն. Ա., Կիպչեբեկով Մ. է. Ս. III. Тер-Каазарьян, Р. М. Мкртумян, А. Г. Аниани Унификация по суффиксам транслитерированных названий таксонов высших рангов прокариотов и эукариотов. Методические рекомендации. 54 с., Ереван, 1983 г.	638
---	-----

СОДЕРЖАНИЕ

Կազարյան Վ. Օ., Դավթյան Վ. Ա., Արությունյան Ր. Գ. Физиологическая разнокачественность почек некоторых древесных и кустарниковых растений в связи с обильностью их цветения	551
Տիմոկյան Ա. Լ., Խաչատրյան Դ. Ջ., Կատիկյան Ս. Ս., Ասադյան Ս. Մ. Некоторые тенденции в развитии современных методов анализа аминокислот	555
Մինիցո Վ. Գ. Արությունյան Ն. Ա. Вегетативное размножение хвойных	563
Ջեղուկ-Մանուկյան Ս. Մ. Об исчезающих и сохранившихся сокровищах фауны Армянской ССР	567
Կուրբանյան Վ. Ս., Մանուկյան Ե. Ս., Видовой состав и суточная активность рептилий Хосровского государственного заповедника	572
Ջրեգուկյան Ե. Կ., Դեղուկյան Կ. Ա. Новые данные по фауне Армении (<i>Нуптероптериза, Pteromalidae</i>)	576
Կառնախյան Ջ. Ս. Новый эндемичный вид <i>Merendera mirzoevae</i> (Liliaceae) из Армении	581
Տիմոկյան Ս. Ա., Ազարյան Ա. Ս. О значении телеоморфы возбудителя мучнистой росы яблони для первичной инфекции	585
Արությունյան Ջ. Ա., Սոսոյան Կ. Ս., Խաչատրյան Դ. Գ. Устойчивость виноградной лозы к весенним заморозкам в связи с режимом минерального питания	589
Միկելյան Ջ. Մ., Մխитарյան Վ. Գ. Антиоксидантные свойства элеутерококка	593
Կուրբանյան Ս. Ս., Կուրբանյան Գ. Ն., Սիմոնյան Ս. Ս., Կոլոմեցի Գ. Մ., Արաբադյան Կ. Ս., Մարգարյան Դ. Ա. Патоморфоз экспериментального панкреонекроза под влиянием некоторых препаратов	597
Խաչատրյան Դ. Կ., Կոչարյան Ր. Գ. Влияние ультрафиолетового облучения утиных яиц на холайственно-полезные показатели и высшую нервную деятельность уток в онтогенезе	602

Կրատիկե տեղեկություններ

Կոչարյան Գ. Կ. Новые и редкие виды сем. <i>Orchidaceae</i> из флоры Армении	607
Արևիստյան Ն. Գ. Флористические находки по роду <i>Astragalus</i> L. из Армянской ССР	610
Կրիստյան Մ. Գ. Редкие для Армении виды растений из Хосровского государственного заповедника	612

<i>Восканян В. Е., Арутюнян М. Г., Уналян А. А.</i> О флоре и растительности долины реки Гридзор	614
<i>Чакрян А. А.</i> Флористические находки на Геламском вулканическом массиве	616
<i>Оганян Ш. Г., Тер-Захарян Ю. Э., Панасян А. Г., Аветисян Г. М., Никищенко М. Н., Мнацаканян В. А.</i> Изучение действия компонентов корней <i>Vignolia alba</i> на модели хронической стафилококковой инфекции белых крыс	618
<i>Огансян В. С., Тертерян А. Е.</i> Новое устройство для ловки слепней (<i>Diptera, Tabanidae</i>)	620
<i>Араксян С. М., Абрамян С. А., Кчалян А. Г.</i> Биологическая активность лугово-степной черноземной почвы	622

История науки

<i>Варданян С. А.</i> Лекарственные растения гормонального и антитоксического действия в средневековой армянской фитотерапии	624
--	-----

Резерваты

<i>Давтян М. Н., Габриелян Г. А., Даниелян С. Р.</i> Об условиях разрушения D-изомеров рацемических сахаров аминокислот D-аминокислотной оксидазой	633
<i>Бабахаян Р. В., Бородавко В. А., Петров Л. В.</i> Содержание карбоксигемоглобина в различных отделах кровеносной системы при острых интоксикациях оксидом углерода	634
<i>Авакянова Е. Н.</i> Влияние различных доз шокулята на эффективность симбиоза «полиплоидных» форм клубеньковых бактерий с люцерной	631
<i>Бабаян Г. А., Мокацяк В. В.</i> Эффективность применения различных инсектицидов оонозанной ложнощитовки	635
<i>Кочарян Н. Н., Минасян С. А.</i> Кормовое значение растительности полиплоидной солянковой полупустыни Араратской равнины	636
<i>Балаян А. А., Аджемян Л. А.</i> Влияние прометрина на содержание фракций азота в моркови	637

Хроника

<i>Забихово Н. Н., Киртичников М. Э. С. Ш., Тер-Казазян, Р. М., Мкртумян, Л. Г., Апанян</i> Унификация по суффиксам транслитерированных названий таксонов высших рангов прокариотов и эукариотов. Методические рекомендации. 54 с., Ереван, 1983 г.	633
---	-----

CONTENTS

<i>Kazarian V. O., Davtian V. A., Harutunian R. H.</i> Physiological Differences of Buds of Some Woody and Bushy Plants in Connection with their Flowering Intensity	551
<i>Simonyan A. Z., Khachatryan G. E., Tatikyan S. Sh., Avakyan Ts. M.</i> Some Tendencies in the Development of Modern Methods for Amino Acid Analysis	555
Mishnov V. G. , <i>Harutunian N. A.</i> Vegetative Reproduction of Conifers	563
<i>Iablokoff—Khnzorian S. M.</i> On the Disappeared and Remaining Treasures of the Armenian SSR Fauna	567
<i>Tuniev B. S., Hunanian Ye. S.</i> Species Composition and Daily Activity of Beetles of Khosrov State Reserve	572
<i>Herthvezlian E. K., Dzhankmen K. A.</i> New Data on the Fauna of Armenia (<i>Hymenoptera, Pteromalidae</i>).	576
<i>Gabriellian E. Tz.</i> New Endemic Species <i>Merendera mirzoevae</i> (<i>Liliaceae</i>) from Armenia	581

<i>Simonyan S. A., Azaryan A. Sh.</i> On the Significance of the Teleomorph of the Apple Powdery Mildew for the Primary Infection	585
<i>Harutiunian E. A., Poghosian K. S., Khachatryan G. G.</i> Resistance of Vineyard to Spring Frosts in Relation to the Regime of Mineral Nutrition	589
<i>Mikaelian E. M., Mkhitarian V. G.</i> Antioxidant Properties of <i>Eleuterococcus</i>	593
<i>Kanayan A. S., Titova G. P., Simavoryan P. S., Golovtjova G. M., Arabadzhyan K. P., Markaryan T. A.</i> Pathomorphosis of Experimental Pancreonecrosis under the Influence of Some Preparations	597
<i>Chachaturian D. K., Kocharian R. G.</i> Influence of Ultraviolet Radiation of Duck's Eggs on the Economically Effective Indices and High Nervous Activity of Ducks in Ostogenesis	602

Short Communications

<i>Torosjan G. K.</i> New and Rare Species of Orchid (fam. <i>Orchidaceae</i>) from the Flora of Armenia.	607
<i>Arevshatyan I. G.</i> Floristical Findings around the Genus <i>Astragalus</i> L. from the Armenian SSR.	610
<i>Grigorian M. G.</i> Rare Plant Species for Armenia from the Khosrov State Reserve	612
<i>Voskanyan V. E., Harutiunian M. G., Unanian A. A.</i> On the Flora and Vegetation of the Gridzor River Plain	614
<i>Chakrian H. H.</i> Floristical Findings from Gegham Volcanic Massive.	616
<i>Ohanian Sh. G., Ter-Zakharian Yu. Z., Panosyan A. G., Avetissian G. M., Nikishchenko M. N., Mnatsakanian V. H.</i> Study of the Action of the Compounds of <i>Bryonia alba</i> Roots on the Model of Chronic Staphylococcal Infection in White Mice	618
<i>Ilovhannistan V. S., Terterian A. E.</i> New Construct for the Catching of Horse Flies (<i>Diptera, Tabanidae</i>).	620
<i>Arakyan S. M., Abrahamyan S. A., Kehozian A. G.</i> Biological Activity of Meadow-Steppe Chernozem Soil.	622

History of Science

<i>Vardanian S. A.</i> Medicinal Herbs of Hormonal and Antitoxic Activity in Medieval Armenian Phytotherapy	624
---	-----

Abstracts

<i>Davtian M. A., Batkov V. A., Gabriellian G. A., Daniellian S. R.</i> On the Destruction Condition of D-Isomers of Amino Acid Racemic Mixtures by D-Amino Acid Oxidase	633
<i>Babakhanian R. V., Borodavko V. K., Petrov L. V.</i> Content of Carboxyhemoglobin in Various Parts of Bloodcarrying System during Acute Intoxications by Carbon Oxide.	634
<i>Avvakumova E. N.</i> Influence of Various Doses of Inoculate on Symbiosis Efficiency of „Polyploid“ Forms of Root Nodule Bacteria with Alfalfa	634
<i>Babayan H. H., Mokatsyan V. V.</i> Effect of Different Insecticides Use on the False Scale (<i>Didesmococcus unfasclatus</i> (Arch.)	635
<i>Kocharian N. I., Minassian S. A.</i> Fodder Importance of the Araratian Valley Wormwood—Saline Semidesert Vegetation!	636
<i>Balayan A.L., Adjemian L. A.</i> Influence of Prometrin on Nitrogen Fractions in Carrot	637

Chronics

<i>Zabinkova N. A., Kirpichnikov M. E. S. Ш. Тер-Казарьян, Р. М. Мкртумян, Л. Г. Андриян</i> Унификация по суффиксам транслитерированных названий таксонов высших рангов прокариотов и эукариотов. Методические рекомендации. 54 с., Ереван, 1983 г.	638
--	-----

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
ОБОЛОЧЕК ОНКОСФЕРЫ *TAENIA PISIFORMIS*
(BLOCH., 1780) GMELIN, 1790 И *T. HYDATIGENA*
PALLAS; 1766 (CYCLOPHYLLIDEA, CESTOIDEA)

Л. Н. РОМАНЕНКО, С. О. МОВСЕСЯН

Всесоюзный институт гельминтологии им. К. И. Скрыбина, Москва,
Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

Аннотация.—Описана ультраструктура преонкосферы на примере изучения цестод *Taenia pisiformis* и *T. hydatigena*. Установлено, что преонкосфера окружена 7 оболочками. Зрелая онкосфера образует многочисленные выросты, контактируя с эпителиальными клетками стенки матки. Зародыш окружен четырьмя тонкими оболочками. Внутренняя часть зародыша заполнена в ранней преонкосфере однослойным эпителием, из которого иммигрирует двуядерная клетка в центральную часть, сохраняя нитевидные связи с остальными клетками зародыша.

Սեռնագրիս — նկարագրում է նախաօնկոսֆերայի ուրտրաուլտրաուրայի *Taenia pisiformis* և *T. hydatigena* շեմոսֆերների ուսումնասիրության օրինակի վրա նախաօնկոսֆերան շրջապատված է 7 թաղանթներով: Հասուն օնկոսֆերան առաջացնում է բազմաթիվ էջուստներ, որոնց միջոցով յուրաքանչյուրում է արգանդի պատի էպիթելիային բջիջների հետ: Սաղմը շրջապատված է 4 բարակ Վաղանթներով: Սաղմի ներքին մասը վաղ օնկոսֆերայում լցված է միաշերտ էպիթելով, որից դուրս կենտրոնական մասն է ներգաղթում երկհարկանի բջիջը՝ պահպանելով թելանման կապերը սաղմի մյուս բջիջների հետ:

Abstract.—The ultrastructure of pre-oncosphere is described on the example of the study of cestodes *Taenia pisiformis* and *T. hydatigena*. The pre-oncosphere is enclosed in 7 membranes. The mature oncosphere forms numerous outgrowths, coming into contact with the epithelial cells of the womb walls. The embryo is enclosed in four thin membranes. The internal part of the embryo is full in an early pre-oncosphere one-layer epithelium, from which a two-nuclei cell emigrates to the central part, maintaining thread-like links with the remaining cells of the embryo.

Ключевые слова: морфогенез преонкосферы и онкосферы цестод, циклофилидные цестоды, эмбриональное развитие.

Формирование и тонкое строение эмбриональных оболочек онкосферы описаны у небольшого числа видов циклофилидных цестод [9, 17, 21—22, 25, 27—30, 33]. Установлено, что в разных группах цестод онкосфера формируется различным способом, оболочки их состоят из разного клеточного материала. До сих пор остается малоизученным и во многих отношениях неясным морфогенез онкосфер различных представителей цестод, расшифровка которого явится важным аргументом при

выяснении их онтогенеза и установлении филогенетического родства между родами и более крупными таксонами.

В настоящей работе дается описание ультраструктуры оболочек оокизоферы *T. pisiformis* и *T. hydatigena*, эмбриональное развитие которых ранее не изучалось.

Материал и методика. Работа была проведена в Институте зоологии АН АрыССР и ВИГИС в 1979—1981 гг. Зрелые цестоды собраны от экспериментально и спонтанно зараженных собак. Целых живых цестод предварительно инкубировали в теплом физиологическом растворе в течение 1—2 ч для удаления с поверхности их тела кишечного содержимого. После этого лезвием бритвы отделяли отдельные проглоттиды с разных участков стробилы. Проглоттиды в свою очередь разрезали на мелкие кусочки размером 1 мм³. Эту процедуру проводили в охлажденном 2,5%-ном глутаровом альдегиде на фосфатном буфере с pH 7,2—7,4. Кусочки сразу переносили в свежий фиксатор на 3—6 ч, затем материал промывали в охлажденном буфере с добавленной сахарозой, фиксировали в 1%-ном тетраоксиде осмия с добавленным танином и сахарозой (40 мг/мл), выдерживали 1—2 ч на холоде и обезвоживали в спиртах возрастающей крепости. Материал контрастировали в спиртовом уранилцетате 12 ч, обезвоживали в спиртах возрастающей крепости и ацетоне, заключали затем в эпоксидные смолы. Ультратонкие срезы получены на ультратоме ЛКВ, окрашены цитратом свинца по Рейнольду, контрастированы 2%-ным водным уранил-ацетатом. Электронограммы получены при напряжении 90 кВ.

Результаты и обсуждение. Наружная капсула: представлена очень тонкой, электроннопрозрачной оболочкой, покрывающей ооцит и желточные клетки, вероятно, еще в ооците. В матке наружная капсула более плотная, толщиной 2 нм, и свободно прилегает к поверхности ооцита, а позднее — в наружной оболочке зародыша (рис., 4).

Наружная оболочка: к концу 10-го деления дробления происходит миграция макромеров 4А, 4В и С на поверхность зародыша, которые вместе с желточными клетками создают наружную оболочку. Ядра макробластомеров крупные (10 нм) с зернистой электронноплотной карноплазмой без морфологических признаков хроматина и ядрышек. Ядерная оболочка состоит из двух мембран, отделяющих ядро от большого слоя цитоплазмы. После слияния цитоплазмы макромеров наружная оболочка сильно разбухает, отчего зародыш сильно увеличивается в длину. Снаружи оболочка ограничена тонкой цитоплазматической мембраной (рис., 1—4). В двойной ядерной мембране заметно различаются многочисленные поры. Цитоплазма наружной оболочки включает многочисленные митохондрии—овальные, продолговатые и треугольные—с различным расположением крист, мешковидные лизосомы однородной электронной плотности или с палочковидными включениями, аппарат Гольджи и ряд других недифференцированных органоидов. Оболочка также состоит из большого количества овальных желточных глобул, внутренняя структура которых представлена регулярно чередующимися электронноплотными и светлыми полосами. Выявляются крупные липидные вакуоли однородной электронной плотности, заметно отличающиеся от желточных глобул, и очень крупные электроннопрозрачные вакуоли.

По мере созревания оокизоферы наружная оболочка сильно уменьшается и по наружному краю зрелой оокизоферы образует многочислен-

ные цитоплазматические выросты, контактирующие с аналогичными выростами клетки стенки матки (рис., 10—13). В ней сохраняются многочисленные, разнообразные по форме и функции органоллы.

Внутренняя оболочка формируется одновременно с наружной макромерами 1a, 1b и 2b, которые до конца дробления сохраняют тесную связь друг с другом. Их ядра электронноплотные, заметно отличаются своими размерами от макромеров (6 и м). Большие темные глыбки хроматина располагаются у края кариолеммы. После образования синцития цитоплазма их разбухает, и в ней постепенно синтезируется кератиновый слой в виде овальных электронноплотных капель, равномерно расположенных по всему краю наружной мембраны (рис., 5—9). Внутреннее содержимое оболочки зернистое, более плотное, чем наружное, и заполнено желтыми глобулами и другими органоллами. По мере развития онкосферы этот слой—эмбриофор заметно увеличивается в размерах, приобретая явные признаки морфологической дифференцировки. Слияние периферических кератиновых включений приводит к образованию электронноплотного слоя, однородного снаружи и извитого внутри, с заметными лагунами-порами и митохондриями внутри. Ближе лежащий слой у зародыша значительно превышает его по размеру (в 5 раз), более прозрачен и однороден с большим содержанием мелких овальных митохондрий. В зрелой онкосфере соотношение этих слоев резко изменяется в обратном порядке (рис., 11).

В ранней преонкосфере и на последующих этапах созревания онкосферы заметно образование промежуточного слоя (рис., 10). Первоначально он выявляется в виде пунктирной линии у самого края наружной мембраны внутренней оболочки, затем образует более плотную линию, тесно прилегающую к наружной границе кератинового слоя (рис., 11). В зрелой онкосфере этот промежуточный слой сохраняется в виде однородной субстанции.

Эмбриофор зрелой онкосферы сильно развит и состоит из плотных рядов гексагональных столбиков, в наружной части которых много лагун, содержащих мелкие овальные включения. Внутренний, или зернистый, слой в 3—4 раза меньше кератинового, содержит длинные палочковидные органоллы, имеющие плотные точечные включения.

Оболочка самой онкосферы окружена несколькими тонкими мембранами, прилегающими близко друг к другу. Иногда между ними видны митохондрии и другие труднодифференцируемые органоллы. Внутренняя часть самой онкосферы имеет полость, окруженную микромерами, свободно располагающимися по периферии и контактирующими друг с другом посредством нитевидных цитоплазматических отростков. Цитоплазмы микромеров и их ядер имеют одинаковую электронную плотность с едва заметным контуром ядерной мембраны. В некоторых микромерах различаются более плотные хроматиновые глыбки и ядрышки. Мигрирующие в центральную часть зародыша клетки содержат два овальных электронноплотных ядра, с трудом отличающихся от наружного слоя цитоплазмы. В поздней преонкосфере плотная масса зародыша заметно увеличивается по количеству клеток и окружена двумя четкими наружными мембранами, к которым плотно прилегают

еще три менее электронноплотные оболочки. Между этими оболочками различаются овальные удлиненные тела, митохондрии и другие труднодифференцируемые органонды. Все четыре оболочки извилисты, плотно покрывают зародыш. Границы клеток зародыша ясно различимы, со светлыми межклеточными пространствами. Клетки разного размера, с овальными четкими ядерными контурами, электронноплотной ядрышковой зоной, лежащей либо центрально, либо у карнолеммы с интенсивно плотными глыбками хроматина (рис. 8—9). Формирование и строение внутренней части самого зародыша нами полностью не прослежено.

Таким образом, у исследованных нами видов *T. pisiformis* и *T. hydatigena*, как у большинства циклофилядных цестод, формирование оболочек онкосферы происходит по известной схеме.

Наружная капсула, сформированная еще в овидукте, сохраняется на всем протяжении периода дробления. В преонкосфере она ограничена двумя мембранами. Защитная функция наружной капсулы была изучена ранее [8, 21 и др.] и отмечена ее устойчивость к протеолитическим ферментам. Присутствие в ней митохондрий и различных недифференцированных органондов указывает на более широкие защитные свойства ее.

Формирование наружной оболочки происходит, как у всех тений, за счет 3-х макромеров и желточных клеток [6, 10—12, 19—20, 23, 28, 31], а у других видов родов *Moniezia*, *Diorchis*, *Diocoelestus* и *Paricteterotaenia* она образуется за счет двух макромеров [7, 13, 19, 20, 23, 26, 27, 34]. И, наконец, есть группы, у которых эта оболочка создается только 1 макромером [10, 16—17]. Различная клеточная природа наружной оболочки обусловлена сокращенным периодом дробления, что приводит к быстрому развитию паразитической личинки [1, 2, 21]. Клеточная природа наружной оболочки особенно хорошо различима на электронном уровне. Присутствие в наружной оболочке онкосферы крупных липидных вакуолей, желточных гранул, разнообразных по форме и функциям митохондрий, рибосом и других органондов подтверждает важную роль макромеров в обеспечении зародыша энергетическим материалом и питанием. Выполнение секреторной и выделительной функций наружной оболочки подтверждается содержанием в ней выделительных гранул и аппарата Гольджи.

Внутренняя оболочка онкосфер обоих видов также имеет клеточную природу и четко дифференцирована на промежуточный, кератиновый и зернистый слои, представляющие единое целое—эмбриофор, не разграниченный мембранами. Кератиновая реакция наружного слоя эмбриофора и белкового зернистого обнаружена у других циклофилид [4, 28].

Наличие промежуточного слоя между наружной и внутренней оболочками в живых онкосферах было отмечено ранее [3, 5, 19—20, 35]. Наши наблюдения подтвердили его существование и выявили последовательные морфологические изменения в нем в процессе формирования онкосферы. Считаем вполне обоснованным мнение ряда авторов [7, 14, 19—20], согласно которому промежуточный слой является частью



Рис. 1—4. Наружная оболочка саркоплазматического ретикулума *Trisulca* (ув. $\times 5000$).
 1. Присутствие вклеточных микромеров в саркоплазме; 2, 3. мембранные выстилки и желточные гранулы; 4. сохранение наружной капсулы в виде тонкой плазматической мембраны.



Рис. 5—9. Формирование внутренней оболочки преэмбриона *P. polifacilis* (ув. $\times 5000$). 5. Появление первичных кератиновых гранул на наружной мембране внутренней оболочки; 6. увеличение, разбухание зернистого слоя, формирование одностойного эпителия и миграция в центральную часть двужадерной клетки. Наличие оболочек, покрывающих непосредственно зародыш; 7. Слияние кератиновых гранул, появление в них митохондрии, образование цитоплазматических выростов в наружной оболочке; 8, 9. Клеточная структура зародыша, окруженная четырьмя плотно прилегающими оболочками, ограниченными мембранами.

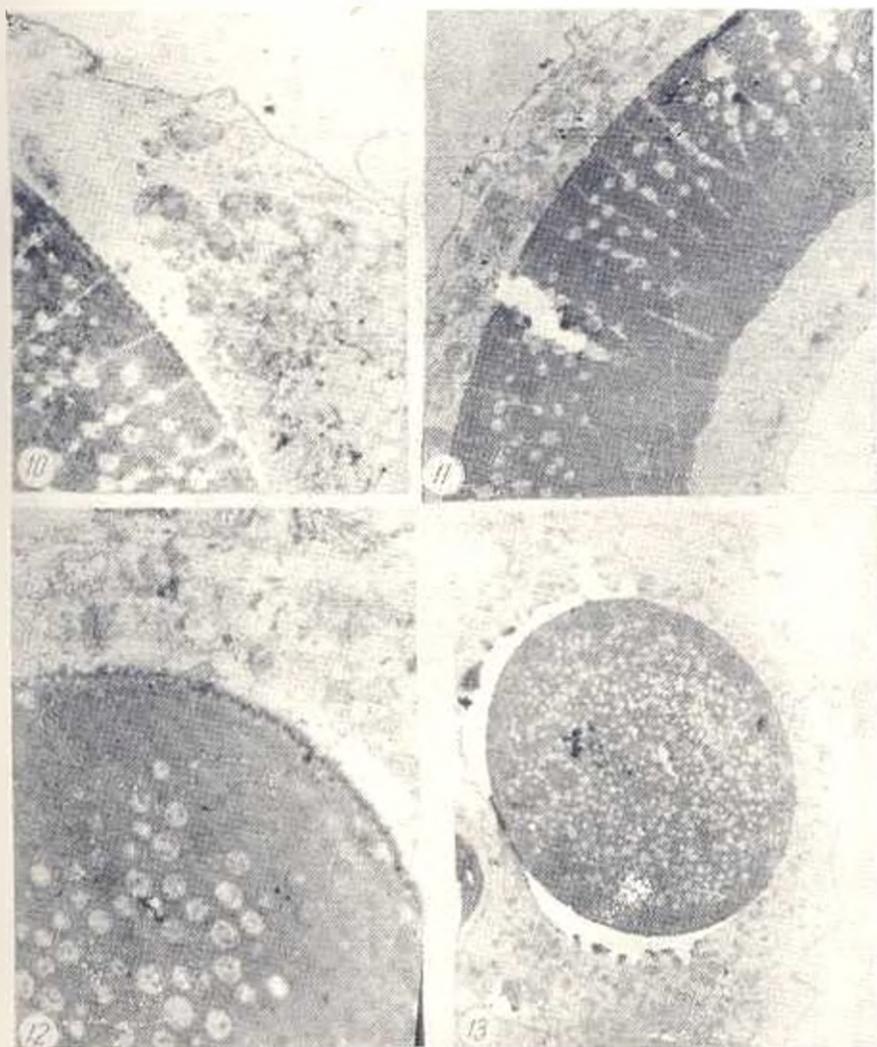


Рис. 10—13. Эмбрифор трешов *Trichostrongylus axei* (уя $\times 5000$ — 10000). Сохранение наружной оболочки с множественными включениями, присутствие промежуточного слоя, наличие плотно упакованных рядов кератиновых блоков с порами и митохондриями, сжатие зернистого слоя.

внутренней оболочки и не отделяется мембранами от соседних слоев. Наличие основных четырех оболочек онкосферы описано и для других видов цестод. Соотношение этих слоев у разных видов неодинаково.

С помощью электронной микроскопии удалось различить дополнительные тонкие оболочки, лежащие ниже онкосферной мембраны, окружающей непосредственно зародыш [15]. Так, у *E. granulosis* помимо четырех оболочек обнаружены еще дополнительные мембраны, ограничивающие зону крючьев [24, 30]. Полученные нами данные не противоречат сведениям Рибницкой [22] об ультраструктуре онкосферы *H. diminuta*, у которой установлено присутствие еще 4 оболочек вокруг самого зародыша. Однако в нашем материале не удалось просмотреть базальной пластинки.

Дифференциация клеток ранней преонкосферы подтверждает образование однослойного ряда клеток по периферии зародыша, которые Рибницкая [22] рассматривает как эпителиальный слой. Присутствие в центральной части зародыша *T. pisiformis* двуядерной клетки подтверждает также наличие детерминированного, высокоспециализированного типа клеток, который описан у других видов цестод [17, 21] как медулярный сократительный центр. Дальнейшая судьба этих клеток не прослежена в нашем материале.

Полученные данные позволяют прийти к следующему заключению.

Преонкосфера *T. pisiformis* и *T. hydatigena* окружена 7 оболочками: наружной капсулой, наружной оболочкой, внутренней оболочкой, содержащей три слоя (промежуточный, кератиновый и зернистый), и четырех тонких оболочек, покрывающих непосредственно зародыш.

Наружная капсула сохраняется в преонкосфере в виде тонкой двойной мембраны.

Наружная оболочка синцитиальной природы содержит ядра трех макромеров и желточных клеток и разнообразные по форме и структуре органеллы; в зрелой онкосфере она сильно редуцирована.

Внутренняя оболочка образована тремя макромерами, также включает разнообразные органеллы, в ней синтезируется кератин. В преонкосфере зернистый слой заметно преобладает над кератиловым, в зрелой онкосфере их соотношение изменяется в обратном порядке.

Зародыш непосредственно окружен четырьмя оболочками, ограниченными мембранами.

В преонкосфере формируется однослойный эмбриональный эпителий, из которого мигрирует специализированная двуядерная клетка, образующая в зрелой онкосфере медулярный или сократительный центр.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Базигов А. А. В сою.: Зоологические проблемы Сибири, 39—40, Новосибирск, 1972.
2. Базигов А. А. Паразитология, 11, 2, 104—112, Л., 1977.
3. Матвеева Е. М. Тр. ВИНИС, 3, 61, 1938.
4. Пьяльва Л. // Helminthologia, 6, 1—4, 135—144, 1965.
5. Потемкина В. И. Тр. ВИНИС, 3, 97—126, 1938.
6. Benedict P. J., van Arck D. Biol., 2, 183—210, 1881.
7. Bona F. V. Riv. di Parasit., 18, 155—184, 1957.

8. Coll W. H. Zeltschr. Parasitenk., 48, 1, 9—14, 1975.
9. Chew M. W. K. J. Helminthol., 37, 2, 101—113, 1993.
10. Douglas L. T. J. Parasit., 49, 530—558, 1963.
11. Janicki G. Zeitschr. wissen. Zool., 87, 685—724, 1907.
12. Fairweather J. Proc. Brit. Soc. Parasit. Spring. Meet. 9—11, April 1979, Parasit., 79, 3, 16, 1979.
13. Moniez H. Memoires sur les Cestodes. Trav. de Inst. Zool. de la station maritime de Wimereux, Paris, 3, 1, 238, 1881.
14. Moriyama S. Jap. J. Parasit., 10, 1—7, 1961.
15. Nieland M. L. J. Parasit., 31, 5, 957—969, 1983.
16. Ogren R. E. J. Parasit., 42, 4, 414—428, 1956.
17. Ogren R. E. J. Parasit., 43, 1, 505, 520, 1957.
18. Ogren R. E. J. Trans. Amer. Micr. Soc., 81, 65—72, 1962.
19. Rybicka K. Acta Parasit. Pol., 12, 313—326, 1964a.
20. Rybicka K. Acta Parasit. Pol., 12, 327—338, 1964b.
21. Rybicka K. Adv. in Parasit., 13, 25—34, 1965.
22. Rybicka K. Parasitology, 66, 1, 9—13, 1973.
23. Saint Remy G. C. R. heb. Seans Acad. Sci. Paris, 132, 43—45, 1901.
24. Sakamoto Tsukasa, Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ., 17, 25, 165—174, 1981.
25. Singh J. P., Baugh S. C. Angew. Parasit., 25, 1, 12—17, 1984.
26. Spätlisch W. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 47, 101—112, 1925.
27. Swiderski Z. Exp. Parasit., 23, 103—113, 1968.
28. Swiderski Z. Proc. 50th Jubilee meet. Amer. Soc. Parasitol., 10—14, New Orleans, Louisiana, USA, 1975.
29. Swiderski Z. In: Proc. 2nd Europ. Multicolloquium of Parasitology 1—6 sept 1975, Yugoslavia, Belgrade, 266—272, 1978.
30. Swiderski Z. 1th Intern. Congr., Hamburg, aug., 3, 17—24, 513—514, 1982.
31. Swiderski Z., Eckert J. Parasitology, 79, 2, 19—20, 1977.
32. Swiderski Z., Eckert J. In 4th Intern. Congr. Parasit., 19—26 Aug. 1978, Warszawa, Section "C", 131—132, 1978.
33. Schramtova J., Blazek K., Marchoul L., Singul A. Fol. Parasit., 31, 3, 217—251, 1984.
34. William H., Coll W. H. Proc. Helv. Soc. Wasch., 51, 1, 113—120, 1934.
35. Voge M., Berntzen A. K. J. Parasit., 47, 813—818, 1961.

Поступило 18.VI 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 8, с. 650—655, 1986

УДК 576.895.121

ФАУНА ГЕЛЬМИНТОВ ГРАЧЕЙ В АРМЯНСКОЙ ССР

С. О. МОВСЕСЯН, Ф. А. ЧУБАРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Обследовано 94 особи грачей в двух ландшафтно-географических зонах Армении — бассейне оз. Севан (горные степи), долине р. Аракс (зона полупустынь Арагатской долины) и Гукасянском районе (горные степи). Обнаружено 9 видов гельминтов. У грачей, обитавших в полупустынной зоне Арагатской долины и Гукасянском районе, найдена нематода *Syngamus trachea* (Montagu, 1811). В бассейне оз. Севан указанный вид не обнаружен. Этот факт свидетельствует о возможности очагового распространения данного вида на территории Армении.

Խնամարիտ — 1981—1983 թթ. ՀԽՍՀ երկու բնա-աշխարհագրական գոտիներում՝ Սևանի ավազանում (լեռնա-տափաստանային գոտի) և Արագած հովտում (կի-

անտեպոսային գոտի) ատամնաերզում է 94 սերմնազուգ Հայտնաբերված են 9 տեսակի պատկանող Հիլինթեր: Արարատյան նախալեռերի կիսաանապատային գոտում գտնված է *Syngamus trachea* (Montagu, 1811) ենձուսողը, որը չի Հայտնաբերված Սևանի ավազանում: Այս փաստը ցույց է տալիս, որ ելված տեսակը Հայաստանում ունի արտաքին սահմանափակում:

Abstract—94 specimens of rooks were investigated in two landscape-geographical zones of Armenia, namely the basin of the lake Sevan (mountain steppes), the valley of Arax (zone of semi-deserts on the Ararat plain) and Ghukassian district (mountain steppes).

9 species of helminths were discovered. In rooks inhabiting the semi-desert zones (Ararat plain) and in the Ghukassian district the nematode *Syngamus trachea* (Montagu, 1811) was found.

In rooks of the lake Sevan basin these species were not found. This fact gives us reason to believe that this species is found in wild on the territory of Armenia.

Ключевые слова: грач, гельминтофауна, нематода, экстенсивность ичиуили.

Известно, что у диких и домашних птиц имеется целый ряд общих видов гельминтов, и многими исследователями [5, 6, 8, 12, 15, 17—19, 24] допускается возможность взаимобмена гельминтами. В этом отношении большой интерес представляют грачи, синантропность которых приводит к контакту с домашними птицами. Помимо этого грачи являются удобным объектом для экспериментальных работ при изучении особенностей биологии гельминтов птиц.

Как известно [7], грач колоннальная птица. В средней полосе Европейской части СССР—гнездящаяся, перелетная, в южных частях ареала и, в частности, в Армении—оседлая, встречается круглый год; у нас в республике известны колонии грачей в Спитакском районе, Ленинанкано, Гукасянском районе и в бассейне оз. Севан. Зимой грачи обычно в долине Аракса (районы Араратской долины). Предпологают (устное сообщение орнитолога М. С. Адамяна), что часть «местных» грачей из местобитаний в северных районах республики в холодные и снежные зимы мигрирует в более южные районы, в частности, Араратскую долину, а в годы с жарким и засушливым летом микропопуляции грачей совершают миграцию в обратном направлении.

В СССР основные вопросы гельминтофауны грачей и ее динамики изучены довольно подробно Будкиным [3, 4], Зехиновым [10, 11], Черлобаем [20—23]. В условиях Армянской ССР этот вопрос остается открытым. Можно только назвать работу Ахумян [1], в которой указывается 2 вида гельминтов для врановых птиц—*Acuaria anthuris* (Rud.) 1819 (для грача *Corvus frugilegus*) и *Thominx contorta* Creplin, 1839, для черной вороны (*Corvus corone*). В настоящей работе приводятся результаты изучения и анализа фауны гельминтов грачей в Армянской ССР.

Материал и методика. Гельминтофауна грачей изучалась в основном в двух ландшафтно-географических зонах Армении—в зоне полупустынь Араратской долины и в зоне горных степей бассейна оз. Севан.

Обследование грачей проводилось в 1981—1985 гг. во все сезоны года, с февраля по ноябрь. Всего обследовано 94 особи грачей: 46 в бассейне оз. Севан и 18 в

зоне полупустынь Араратской долины* Использовался метод полных гельминтологических вскрытий по Скрябину [6]. Камеральная обработка материала осуществлялась по общепринятой методике [9].

Определение видов дождевых червей проводилось по определителю Перель [14]. Зараженность грачей личинками нематоды *Syngamus trachea* определялась методом переваривания в искусственном желудочном соке [25].

Результаты и обсуждение. Как показали исследования, общая зараженность грачей в зоне полупустынь Араратской долины равнялась 10,4%, при этом трематодами были заражены 10,4% (5 особей), цестодами—43,7% (21 особь), нематодами—41,1% (20 особей) и скребнями—2,1% (1 особь).

В зоне горных степей бассейна оз. Севан общая зараженность составила 23,9% (11 особей); трематодами были заражены 2,2% (1 особь), цестодами—15,2% (7 особей), нематодами—8,6% (4 особи), а скребнями—2,2% (1 особь).

Как видно из приведенных данных, экстенсивность инвазии гельминтами в зоне полупустынь (свойственных для грачей биотопов) намного выше, чем в зоне горных степей бассейна оз. Севан.

В фауне гельминтов грачей установлено 9 видов.

1. *Lyperosomum longicauda* Rudolphi, 1809.
2. *Lyperosomum atagese* (Skrjabin et Udintzev, 1930).
3. *Choanotaenia constricta* (Mölln, 1858) Clerc, 1903.
4. *Dilepis undula* (Schrank, 1788) Weinland., 1858.
5. *Capillaria corvorum* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1915.
6. *Syngamus trachea* (Montagu, 1811).
7. *Acuaria anthuris* (Rudolphi, 1819).
8. *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) Baylis, 1920.
9. *Diplostriaena tricuspis* (Fedtschenko, 1874) Henry et Ozoux, 1909.

За исключением нематоды *Acuaria anthuris* остальные виды впервые зарегистрированы в фауне грачей Армянской ССР.

У 6 (12,5%) грачей, добытых в зоне полупустынь Араратской долины, была обнаружена нематода *Syngamus trachea* (рис. 1)—одна из патогенных нематод домашних и диких птиц. Эта нематода имеет широкий круг дефинитивных хозяев (34 вида птиц) и распространена во всех географических зонах СССР. В Армении она была зарегистрирована только один раз у домашней курицы в Сисианском районе [2]. В зоне горных степей бассейна оз. Севан этот вид у грачей нами не был найден.

Учитывая, что дождевые черви являются резервуарными хозяевами *Syngamus trachea*, мы попытались установить спонтанную инвазивность дождевых червей личинками сингамусов. С этой целью на территории граничных колоний в бассейне оз. Севан были собраны дождевые черви (*Eisenia foetida*, *Nicodrilus calliginosus*, *Dendrobena veneta*, *Lumbricus terrestris*) и методом переваривания в искусственном желудочном соке определена их спонтанная зараженность личинками сингамусов; личинки не были обнаружены, что может слу-

* Несколько грачей обследовано в Гукасянском районе (горные степи).

жить косвенным подтверждением факта отсутствия этой инвазии у грачей в данной зоне. Данные об очаговом распространении *Syngamus trachea* на территории Армении позволяют использовать этот вид в качестве биоиндикатора, свидетельствующего о существовании в южных районах республики микропопуляций грачей, не совершающих миграции в северные районы.

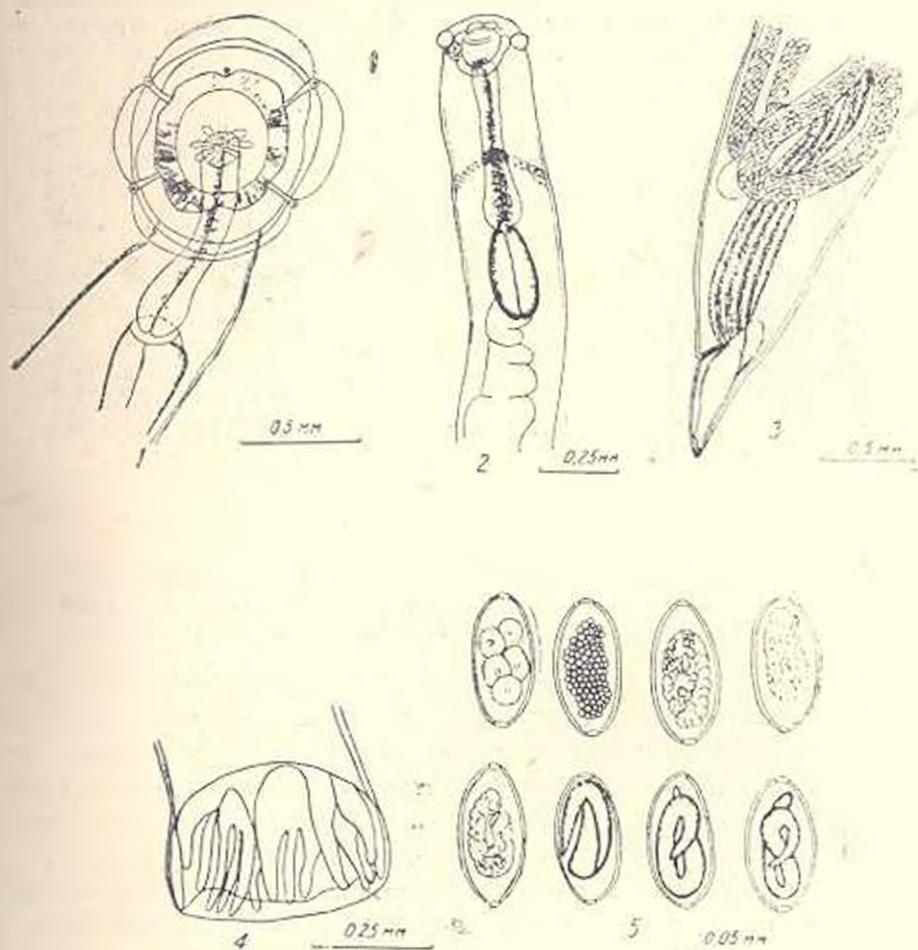


Рис. 1. *Syngamus trachea* (Montagu, 1811). 1—головной конец самки; 2—головной конец самца; 3—хвостовой конец самки; 4—хвостовой конец самца; 5—яйца из различных стадий развития (оригинал)

Нами был отмечен следующий факт: зараженность грачей нематодой *Acuaria anthuris* (рис. 2) в зоне полупустынь Араратской долины оказалась значительно выше, чем в зоне горных степей бассейна оз. Севан. Из 48 обследованных грачей первой зоны нематодой *Acuaria anthuris* были заражены 18 (37,1%) особей с интенсивностью инвазии 5—15 экз., а во второй зоне эта нематода была зарегистрирована только у 3 (6,5%) особей из 46 обследованных; интенсивность инвазии также была низкой (1—3 экз.). По-видимому, распространению нематоды *Acuaria anthuris* в зоне горных степей бассейна оз. Севан пре-



плотствуют неблагоприятные метеорологические условия зимнего режима в этом регионе.

Изучение зависимости заражения грачей гельминтами от сезона года и их пола показало, что максимальная инвазированность птиц как в качественном, так и в количественном отношении отмечается в весенне-летний сезон (май, июнь, середина июля), причем экстенсивность и интенсивность инвазии выше у самцов. Это можно объяснить тем, что

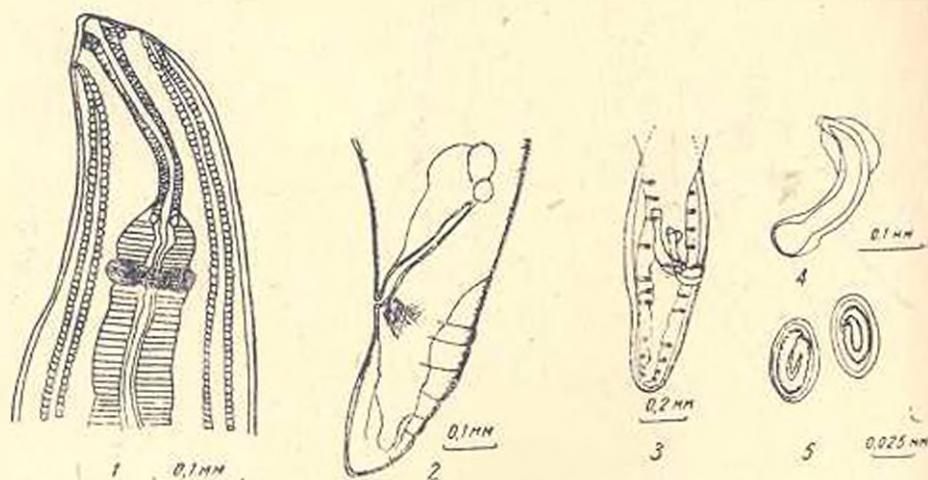


Рис. 2. *Acuaris anthuris* (Rudolph, 1819) 1—головной конец латерально; 2—хвостовой конец самки; 3—хвостовой конец самца; 4—сцикула; 5—яйца (оригинал).

и этот период самцы чаще чем самки контактируют с инвазионным началом, а также с промежуточными и резервуарными хозяевами гельминтов, поскольку в гнездовой период выкармливанием птенцов в основном заняты самцы. Нельзя не учитывать и количественного преобладания самцов в исследуемом материале, приводящего к искусственному завышению показателей экстенсивности их заражения. В весенне-летний период самки заняты гнездостроительством, откладкой и насиживанием яиц, а самцы более свободны и, естественно, чаще становятся жертвами отстрела.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахулян К. С. Биолог. ж. Армении, 19, 11, 93—101, 1966.
2. Ахулян К. С. Тез. докл. Юбил. сессии по фауне Армянской ССР, посвящ. 25-летию АН АрмССР. 19—22. Ереван, 1969.
3. Будкин Р. Д. Мат-лы научн. конф. ВОГ, 26, 47—50, 1974.
4. Будкин Р. Д. Автореф. канд. лисс., 33, М., 1977.
5. Гвоздев Е. В. Тез. докл. 9-е Совещ. по паразитол. проблемам, 54, М.—Л., 1957.
6. Гвоздев Е. В. Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 9, 19—24, 1958.
7. Деметриси Г. П., Гладков А. М., Судиловакая и др. Птицы Советского Союза, 5, 803, 1954.
8. Дубинина В. В., Дубинина М. И. Тр. Астраханск. гос. университетика, 3, 193—208, 1946.
9. Дубинина М. И. Паразитологические исследования птиц. 137, Л., 1971.
10. Зехнов М. И. Зоол. журн. АН СССР, 26, 2, 133—142, 1947.
11. Зехнов М. И. Зоол. журн. АН СССР, 28, 3, 231—242, 1949.

12. Курашвили Б. Е. Тр. Ин-та зоологии АН Груз. ССР, 14, 105—145, 1956.
13. Ляйстер А. Ф., Соснин Г. В. Мат-лы по орнитофауне Армянской ССР, 394, Ереван, 1942.
14. Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР, 268, М., 1979.
15. Рыжиков К. М. Сивгамды домашних и диких животных. Особые нематодологии, 1, М., 1964.
16. Скрыбин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека, 45, М., 1928.
17. Султанов М. А. Узб. биол. ж., 5, 17—21, 1958.
18. Султанов М. А. Гельминты домашних и охотничье-промысловых птиц Узбекистана, 467, Ташкент, 1963.
19. Федюшин А. В. Сб. научн. работ Сибирск. НИВИ, 5, 151—161, 1954.
20. Чернобай В. Ф. Вопросы экологии и паразитологии животных, 124—143, Саратов, 1966.
21. Чернобай В. Ф. Проблемы паразитологии. Тез. докл. V научн. конф. Укр. респ. научн. об-ва паразитологов, 203—210, Киев, 1966.
22. Чернобай В. Ф. Мат-лы III зоол. конф. лед. ин-тов РСФСР, 250—255, Волгоград, 1967.
23. Чернобай В. Ф. Сб. Паразитические животные Волгоградской области, 166—197, Волгоград, 1969.
24. Черткова А. И., Петров А. М. Гельминты домашних куриных птиц и вызываемые ими заболевания, 2, 270, М., 1961.

Поступило 18.VI 1986 г.

Биолог ж. Армении, т. 39, № 8, с. 655—658, 1986

УДК 276.895.121.122

**ОБНАРУЖЕНИЕ *TAENIA CRASSICEPS* (ZEDER, 1800)
RUDOLPHI, 1810 (CESTODA: TAENIATA) И *TRICHINELLA*
SPIRALIS (OWEN, 1835) (NEMATODA: TRICHOCEPHALATA)
У ЛИСИЦЫ В АРМЯНСКОЙ ССР**

Ф. А. ЧУБАРЯН, А. М. АСАТРИАН, А. В. КУРБЕТ

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — При гельминтофаунистическом исследовании лисиц впервые на территории Армянской ССР зарегистрированы два вида гельминтов: цестода *Taenia crassiceps* и нематода *Trichinella spiralis*. Последний вид имеет определенное эпидемиологическое значение в распространении трихинеллеза с.-х. животных и человека. Приводятся описания и оригинальные рисунки гельминтов.

Ստուգիք — Աղվեսների հելմինթոֆաունայի ուսումնասիրության ընթացքում Հայկական ՍՍՀ տարածքում առաջին անգամ գրանցվել է հելմինթների երկու տեսակ՝ *Taenia crassiceps* և *Trichinella spiralis*:

(Աղվես) գլխադաստեսական կենդանիների և ճարպանց տրիխինելոզի տարածման գործում ունի որոշակի համաճարակային նշանակություն:

Հղվածում տրված են հայտնաբերված հելմինթների նկարագրությունները և օրիգինալ շխարհերը:

Abstract — In the process of helminthological investigations of foxes, two species of helminths have been discovered for the first time on the territory of the Armenian SSR — cestode *Taenia crassiceps* and nematode *Trichinella spiralis*. The latter species has definite epidemic significance in the spreading of trichinellosis in farm animals and human beings.

A description and original drawings of the discovered helminths are given in the article.

Ключевые слова: гельминтофауна, лисица, трихинелла, цестода.

Настоящая статья составлена на основании данных гельминтологического обследования лисиц (*Vulpes vulpes*), добытых в 1984—1986 гг. в Араратском и Эчмиадзинском районах Армянской ССР.

Мотивом для проведения этих исследований послужило отсутствие данных о гельминтофауне хищных плотоядных и, в частности, лисиц в Армении. Мы руководствовались также тем, что лисицы могут являться источником распространения инвазии (трихинеллеза, эхинококкоза, ценуроза и др.) среди домашних животных и человека.

Материал и методика. Исследования проводились методом полных гельминтологических вскрытий [5]. При камеральной обработке материала использовалась общепринятая в гельминтологии методика [3]. С целью определения зараженности лисиц трихинеллами компрессорно и методом переваривания в искусственном желудочном соке [1] исследовались язык, мышцы ножек диафрагмы и массетеров, а также поясничные и икроножные мышцы.

Видовую принадлежность трихинелл определяли методом генетической идентификации [2]. Выделенные личинки идентифицировали до вида путем скрещивания с близкими видами трихинелл (*T. spiralis*, *T. nativa*, *T. nelsoni*) по схеме:

Опыт

1-й вариант

T. spiralis 1 ♀ × трихинелла „х“ 1 ♂ (→ 1 крыса) × 5

2-й вариант

T. spiralis 1 ♀ × трихинелла „х“ 1 ♀ (→ 1 крыса) × 5
(то же с *T. nativa* и *T. nelsoni*)

Контроль

T. spiralis 1 ♀ × 1 ♂ (- крыса) × 10

(то же с *T. nativa*, *T. nelsoni* и исследуемым изолятом).

Пассивирование трихинеллы проводили на крысах линии «Вистар».

Морфологию капсул личинок трихинелл изучали на сериальных срезах мышц, приготавливаемых и соответственно с общепринятыми методами фиксации, проводки и эластички в парафин [4]. Парафиновые срезы толщиной 7—8 мкм окрашивали гематоксилин-эозином. Изученные виды гельминтов зарисовывали рисовальным аппаратом (РА-4), трихинеллы фотографировали с помощью микрофотокаски МФН-12.

Результаты и обсуждение. Всего было обследовано 10 лисиц, из них 9 (90%) были заражены гельминтами трех классов (трематодами, цестодами и нематодами).

У одной лисицы было обнаружено два вида гельминтов—цестода *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810 и нематода *Trichinella spiralis* (Owen, 1835).

Поскольку эти виды гельминтов на территории Армянской ССР регистрируются впервые, считаем целесообразным привести их описание и оригинальные рисунки.

Taenia crassiceps (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810 (рис. 1).

Уозяни — лисица обыкновенная.

Локализация — тонкий отдел кишечника.

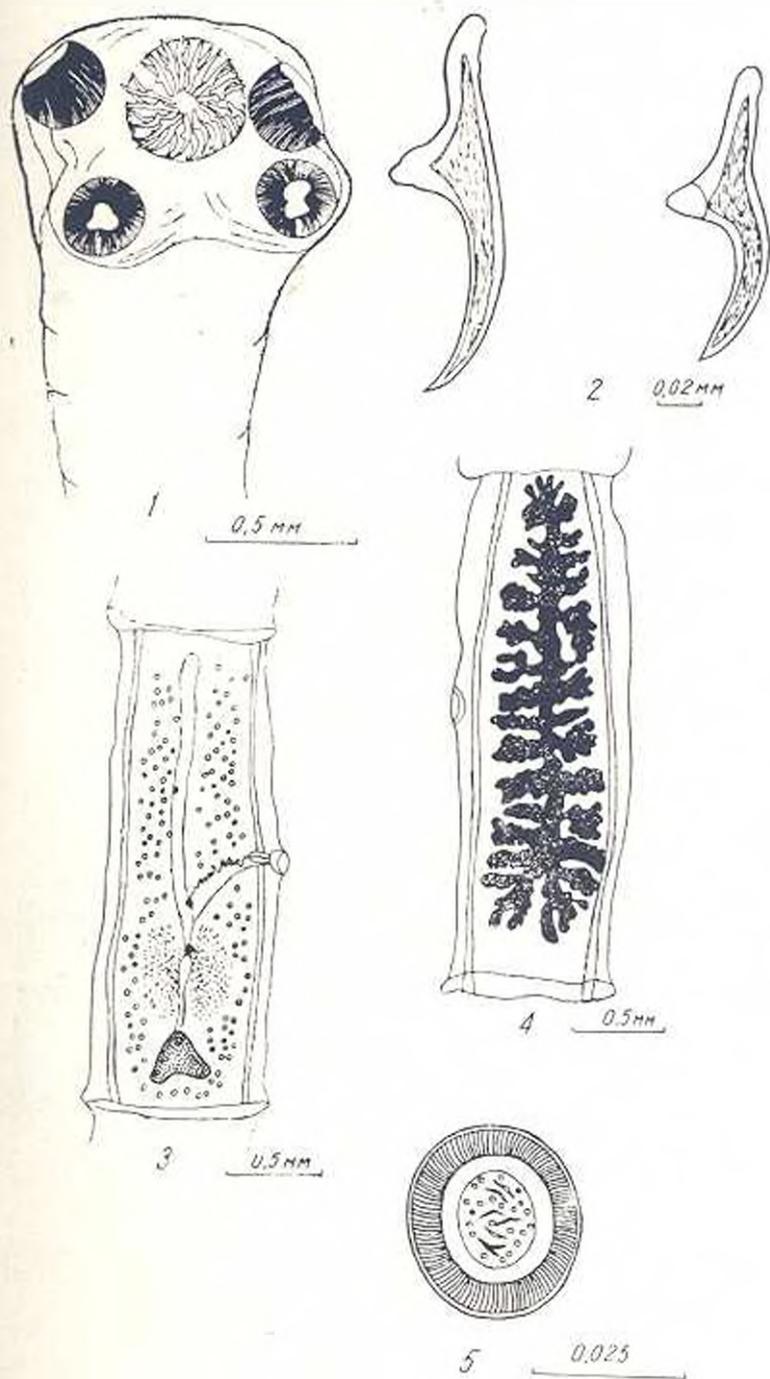


Рис. 1. *Ascaris suum* (Owen, 1809) End. Фрб., 1810.
 1—анterior; 2—сосательный аппарат; 3—гермафрилативный орган; 4—оральный канал; 5—яйцо (орисония).

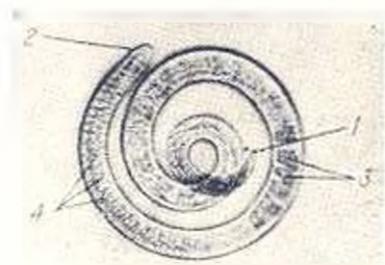


Рис. 2



Рис. 3

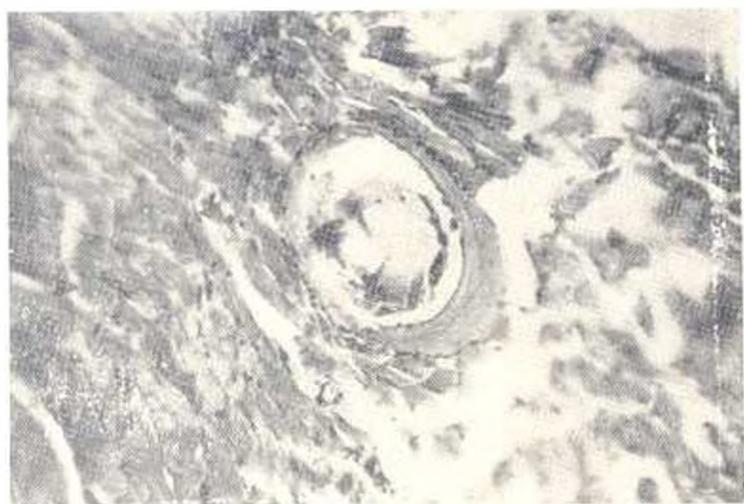


Рис. 4

Рис. 2. Декансулированная личинка *Trichinella spiralis*. 1—передний конец тела, 2—задний конец тела; 3—стихосома; 4—гонада. Гематокселин-эозин, X175 (оригинал).

Рис. 3. Некансулированные личинки трихинеллы на гистологическом срезе мышц ливерцы. 1—соединительнотканый слой; 2—стекловидный слой; 3—внутрикапсулярная саркоплазма; 4—гонада. Гематокселин-эозин, X175 (оригинал).

Рис. 4. Кальцифицированная капсула личинки трихинеллы в мышцах ливерцы. Гематокселин-эозин, X175 (оригинал).

Частота встречаемости—у одной из 10 вскрытых лисиц найдено 7 экземпляров.

Место и время обнаружения—Араратский район, 28.06.86 г.

Описание вида. Стробила длиной 125—160 мм состоит из 70—78 члеников. Сколекс округлый, размером 0,85—0,87 × 0,78—0,80 мм. Хоботок 0,41—0,49 мм в диаметре, вооружен 32—34 крючками, расположенными в два ряда. Длина крючков 1 ряда 0,190—0,194 мм. Соотношение длины их лезвия к длине рукоятки 3:2 (0,099/0,06). Длина крючков 11 ряда 0,125—0,128 мм. Присоски крупные, диаметром 0,24 мм. Шея длинная, 1,52—1,62 длины и 0,58—0,69 ширины. Членики краспедотного типа. Ширина молодых члеников почти в 5 раз превышает их длину (0,88 < 0,16 мм). Гермафродитные членики 1,93—3,02 мм длины и 0,96—1,38 ширины. Зрелые членики 3,86—5,01 мм длины и 1,14—1,66 ширины. Половые отверстия односторонние; половые сосочки хорошо развиты и расположены несколько выше середины бокового края членика. Семянников 100—120. Семяприемник 0,112—0,128 мм длины и 0,086—0,096 мм ширины. Семяпровод образует петлю, впадает в половую бурсу, размером 0,192—0,224 × 0,096—0,112 мм. Последняя пересекает экскреторные каналы, которые отстоят от латерального края членика на расстоянии 0,144—0,165 мм. Яичник двулочастный. Желточник треугольно-вытянутой формы, расположен за яичником вблизи заднего края членика. В зрелом членике от медианного ствола матки отходят 15—17 боковых ветвей. Последние 4—5 члеников заполнены яйцами. Яйца округлой формы, размером 0,030—0,033 × 0,026—0,029 мм.

Trichinella spiralis (Owen, 1835) рис. 2, 3, 4)

Хозяин—лисица обыкновенная.

Локализация—мышечная ткань (массетеры, ножки диафрагмы, поясничные и икроножные мышцы).

Частота встречаемости—у одной из 10 вскрытых лисиц (10%).

Интенсивность инвазии—в среднем 5 личинок на грамм массы тела. Описание: Личинка—самка, 685—980 мкм длины и 35—36 мкм ширины. Общая длина пищевода 135—210 мкм, бульбовидной части пищевода—135—210 мкм, средней кишки—215—287 мкм, задней кишки (ректума)—12—25 мкм. Число стихонитов 30—30.

Личинка—самец, 650—848 мкм длины и 34—35 мкм ширины. Общая длина пищевода 530—628 мкм, бульбовидной части пищевода—148—230 мкм, средней кишки—210—218 мкм, задней кишки—10—20 мкм. Число стихонитов 35—42.

При гистоморфологическом исследовании проб мышц было установлено, что капсулы, заключающие трихинеллы, сферической формы, размером 220—195 мкм. Форминдекс (отношение длины капсулы к ширине) равен 1,12. Наружный слой капсулы состоит из многослойной соединительной ткани. Глиалиновый слой—в среднем 18—25 мкм, имеет четко выраженную слоистость. Внутрикапсулярная паренхиматозная компактная. Личинки трихинелл в капсуле закручены в 3—4 оборота и имеют четко выраженную кутикулу. Мышечная ткань имеет нормальную структуру.

В жевательных мышцах обнаружены единичные кальцифицированные капсулы трихинелл (рис. 4).

При идентификации обнаруженный гельминт отнесен к виду *T. spiralis* (Owen, 1835).

ЛИТЕРАТУРА

1. Березанцев Ю. А. Трихинеллез. Л., 1971.
2. Бритов В. А. Паразитология. 11, 5, 460—461, 1977.
3. Матевосян Е. М., Мовсисян С. О. Цестодозы животных. 147, М., 1977.
4. Меркулов Г. А. Курс патологической техники. 331. Л., 1961.
5. Скрыбин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. 45, М., 1928.

Поступило 18.VI 1986 г.

Биолог. ж. Армения, т. 30, № 8, с. 658—661, 1986

УДК 502.7:599/75

К ВОПРОСУ О СОХРАНЕНИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИИ ГЕНОФОНДА АЗИАТСКОГО МУФЛОНА (АРМЕНИЙСКОГО МУФЛОНА) *OVIS (OVIS) ORIENTALIS GMELINI* BLYTH

Л. Г. МИНАСЯН, К. М. ГАСПАРЯН, А. Ш. АНТОНЯН, А. И. ХРИМЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация—Обобщается опыт содержания и разведения армянских муфлонов в Центре прикладной зоологии Института зоологии АН АрмССР, обсуждаются некоторые итоги их гибридизации с домашними овцами, перспективны сохранения и использования генофонда этих животных.

Ստեղծագիրը — Ամփոփում է աշխարհի մոֆլոնների պահպան և բուծման գիտական փորձը՝ կառավարված ՀՍՍՀ ԳԱ կենդանաբանության ինստիտուտի կիրառական կենդանաբանության կենտրոնում, քննարկվում են մոֆլոնի և տեղյին ոչխարի խաչասերման աշխատանքների որոշ արդյունքներ, ալը կենդանիների գենոֆոնդի պահպանման և օգտագործման հեռանկարները:

Abstract—The experience of the content and reproduction of the Armenian moufflons is summarized at the Centre of Applied Zoology of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the ARMSR, some results of their hybridization with domestic sheep and prospects of preservation and use of genofund of these animals are discussed.

Ключевые слова: муфлон армянский, генофонд, инбридинг, гибридизация.

В последние десятилетия под влиянием усиления антропологического пресса стали очевидными угрожающие темпы уменьшения численности некоторых диких животных. Это особенно наглядно проявляется в нашей республике, территория которой в настоящее время интенсивно осваивается.

Одним из ценных видов фауны Армении является армянский муфлон, численность которого в природе резко сократилась, в связи с чем возникла необходимость изыскания путей разведения его в неволе [1, 2].

Для сохранения и увеличения численности армянских муфлонов в 1976 г. был организован питомник при Центре прикладной зоологии Института зоологии АН АрмССР (ЦПЗ) [3]. Большая экологическая пластичность этих животных, с одной стороны, позволяет обеспечить успешное их разведение в различных природных условиях, с другой — обуславливает необходимость в разнообразии условий их обитания. На основании этого на первом этапе работы в лаборатории зоологии позвоночных животных были разработаны технология содержания, рационы, техника выращивания молодняка [4]; изучалась способность муфлонов приспосабливаться к новым условиям существования, отличающимся от условий их естественного ареала.

В 1977 г., когда муфлоны начали размножаться, была поставлена задача увеличить их численность как путем получения потомства от содержащихся в неволе особей, так и отловом молодняка в природе.

Опыт первых лет показал, что в новых условиях обитания муфлоны живут и размножаются без каких-либо нарушений свойственного данному виду биологического ритма, связанного со временем наступления течки, гона, беременности и линьки [8, 11]. Одновременно были выявлены некоторые отрицательно действующие на муфлонов факторы новой среды обитания. Было установлено, что ягнята муфлонов до 2,5—3-месячного возраста, когда основным их кормом является материнское молоко, растут и развиваются нормально. Позже материнское молоко более не может полностью обеспечить потребность организма в питательных веществах. В природных условиях эту потребность молодняк удовлетворяет летом на альпийских и субальпийских пастбищах, покрытых мелкостебельчатым и густым высокопитательным разнотравьем. В условиях же питомника к этому времени трава в небольших по площади загонах выгорает, молочность маток снижается, и основным кормом для ягнят являются концентрированные корма и свежескошенная крупностебельчатая зеленая масса сеяных трав, неохотно поедаемые ими. В результате этого с трехмесячного возраста интенсивность роста муфлонят заметно снижается [8].

Другим фактором, оказывающим на молодняк отрицательное воздействие, является значительное повышение температуры и снижение относительной влажности воздуха в июле—августе в условиях полупустынной зоны среднегорной Армении. В этих условиях до 4-месячного возраста муфлонята растут без больших потерь. Из родившихся в питомнике 27 муфлонят к 4-месячному возрасту сохранилось 23 головы, или 88,2%. В дальнейшем темпы роста падают, молодняк поражается различными заболеваниями, и до годовалого возраста значительная часть его погибает. За весь период работы до годовалого возраста было сохранено лишь 28% приплода.

Следует отметить также эпизоотическую обстановку района, по-видимому, неблагоприятного по некоторым инфекционным и инвазионным заболеваниям. В условиях ограниченной территории вольтеры имеют место как самозаражение животных, так и вспышки инфекционных заболеваний. За период работы животные переболели эктимой,

браздотом, беломышечной болезнью, диктиокаулезом, стронгилаезом, фасциозом, эхинококкозом, мониезиозом, истинным туберкулезом, кокцидиозом. Отмечены также частые случаи бронхопневмоний и гастроэнтеритов различной этиологии.

Одним из важнейших условий успешного разведения диких животных в неволе является достаточная для генетического разнообразия популяции численность, способствующая успешному размножению и созданию устойчивой популяции. Серьезной проблемой разведения при небольшом числе животных является неизбежный инбридинг.

В начале работы в ЦПЗ имелаась группа из 5 животных: 1 самец—сеголеток, две взрослые самки и две самки—сеголетки, в их числе и сестра самца. В дальнейшем были отловлены еще 2 молодые самки (в 1978 и 1982 гг.). Кроме того, за эти годы в питомнике родились, выросли и приняли участие в размножении еще 4 самки и несколько самцов.

В первые годы единственный самец спаривался с четырьмя самками, отловленными в природе, а также со своей сестрой и четырьмя дочерьми. В результате спаривания этого самца с четырьмя неродственными самками в 9 окотах было получено 15 муфлонят (плодовитость самок 166%) при соотношении самцов к самкам 1,1:1 (8 самцов, 7 самок). В этой группе животных сохранность молодняка до года была выше 60%, а продолжительность жизни перешедших годовалый рубеж животных составляла от 3 до 6 и более лет. При спаривании этого же самца с 5 близкородственными самками (сестра и дочери) в 11 окотах также получено 15 ягнят (плодовитость 136,3%) при соотношении самцов и самок 2,8:1 (11 самцов, 4 самки). До годовалого возраста дожил лишь 1 самец, который пал в возрасте 2,5 лет. Кроме того, в этой группе были зарегистрировано 2 случая яловости.

Наглядной иллюстрацией последствий инбридинга является судьба потомства 1981 г. от указанного самца, когда было получено наибольшее количество ягнят (9 голов) в том числе 5 от родственных и 4 от неродственных маток. В табл. 1 приведены результаты выращивания молодняка от этих групп маток, из которых видно, что живая масса инбредных животных при рождении составляла в среднем 2,26 кг при колебаниях от 2,0 до 2,6 кг, а неродственных—3,35 при колебаниях от 3,0 до 3,6 [8]. Несмотря на то, что потомство от неродственных самок родилось в числе двоен, их преимущество в живой массе перед инбредными составило 48,2%. Во все изученные периоды живая масса этих животных была выше, чем у инбредных муфлонят на 22,1—63,5%. Из инбредных муфлонят до 6-месячного возраста дожил только один, который пал в семимесячном возрасте. Все потомство, полученное от неродственных самок, нормально росло и развивалось, и лишь один из самцов внезапно пал от браздота в возрасте 9 месяцев.

В 1982—1983 гг. было получено потомство от сына основного самца. Здесь также имело место близкородственное спаривание—самец спаривался с двумя полусестрами и тетей по отцу. Получено 3 окота, родилось 6 муфлонят (плодовитость—200%), соотношение самцов к

Таблица 1. Живая масса потомства (1981—1982 гг.), кг

Возраст мес.	Родственное спаривание					Неродственное спаривание					В среднем	Разница
	живая масса потомства, полученного от:					живая масса потомства, полученного от:						
	Сестра	I дочь	II дочь		III дочь	в среднем	I самка	II самка		в среднем		
		самец	самка			самец	самка	самец	самка			
При рождении	2.2	2.0	2.6	2.4	2.1	2.26	3.6	3.3	3.5	3.0	3.35	48.2
I	4.0	6.0	6.1	6.0	5.3	5.88	7.5	6.7	7.6	6.9	7.18	22.1
II	6.2	8.3	8.5	6.1	6.3	7.08	12.3	9.0	9.3	9.0	9.95	40.5
III	6.3	9.8	7.3	—	—	7.50	17.3	12.3	12.6	10.3	15.33	70.5
IV	—	11.8	7.6	—	—	9.70	20.5	16.3	14.3	12.3	15.85	63.1
V	—	12.6	—	—	—	12.60	22.7	18.8	15.8	14.0	17.58	39.5
VI	—	—	—	—	—	14.30	23.3	19.1	16.2	16.3	18.73	31.9
IX	—	—	—	—	—	—	27.0	25.0	16.0	15.0	20.25	—
XII	—	—	—	—	—	—	—	25.0	22.0	21.0	22.66	—

самкам составляло 1:1. Однако 4 муфлоенка пало до 2-месячного возраста, одна пара была недоношена и пала сразу после родов.

В последующие два года были улучшены условия содержания — животных перевели в более просторные вольеры, в связи с чем заметно увеличилось дроки выпаса на зеленой траве. Одновременно в 1984—1985 гг. степень инбридинга в пределах возможного была снижена, поскольку скрещивались двоюродный брат и сестра по отцу от неродственных матерей. Получено 4 муфлоенка, все сохранились: приплоду 1984 г. 20 месяцев, приплоду 1985 г. — 10 месяцев.

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что инбредные животные, будучи биологически менее жизнеспособными, больше подвержены отрицательному воздействию среды уже в I—II поколениях. Опыт показал, что улучшение условий содержания и разведения при снижении степени инбридинга приводит к значительному увеличению сохранности инбредного потомства до годовалого возраста. Однако возникает вопрос: достаточно ли этого для устойчивого роста и разведения подобных групп инбредных копытных?

Не совсем ясен вопрос о минимальном числе особей, достаточном для обеспечения устойчивости популяции. В литературе описан случай, когда 2 самца и 2 самки европейских муфлонов, содержащихся на 80 га лесных угодий, за 7 лет размножились до 31 головы [12]. Выпущенные в одно из охотничьих хозяйств Югославии 12 европейских муфлонов за 4 года размножились до 42 голов [7]. При разведении европейских муфлонов в Аскании-Нова в 1945 г. было 3 животных. Впоследствии, в 1950—1959 гг., в четыре приема было завезено еще 11 голов. В итоге от этих 14 основателей стада (5 самцов, 9 самок) с 1945 по 1947 г. было получено 98 ягнят с высокой степенью сохранности [6]. О признаках инбредного вырождения в этих работах ничего не сообщается.

Анализируя наш опыт разведения муфлонов в течение двух поколений и литературные данные, можно заключить, что сохранение и успешное разведение армянских муфлонов при небольшой группе родственных особей возможно лишь при создании условий содержания, прибли-

жающихся к естественным. При наличии трудностей в обеспечении оптимальных условий содержания необходимо иметь несколько групп животных, способных обеспечить генетическое разнообразие и устойчивость расы путем получения жизнестойкого потомства.

Исследования, проведенные в последнее десятилетие, позволили установить, что единственным родоначальником домашних овец являются муфлоны—европейские и азиатские. Архары, уриалы и другие бараны исключаются из числа их непосредственных родоначальников. Это в значительной степени повысило интерес к изучению биологических особенностей муфлонов, а также к сохранению их генетического разнообразия и генофонда. В этом плане разведение муфлонов и других редких видов животных в условиях неволи и увеличение их численности является основным, но не единственным путем сохранения генофонда этих животных. Современная биологическая наука располагает рядом методов сохранения генофонда (банки генов). Одним из них является межвидовая гибридизация. Гибридизация является мощным источником получения различных, порой уникальных, форм животных. Отбором этих форм и последующим их методическим подбором можно «сконструировать» и отселекционировать новые расы, породы и типы животных. Известно, что этим методом была восстановлена численность зубро-бизонов и лошади Пржевальского [9].

Располагая определенным количеством самцов муфлонов, мы поставили перед собой задачу путем спаривания их с домашними овцами получить межвидовые гибриды.

В настоящее время в ЦПЗ получено 20 гибридов I поколения муфлонов с домашними овцами. Проводится сравнительное изучение роста и развития гибридов и чистых муфлонов.

Таблица 2. Показатели роста и развития муфлонов и гибридов

Возраст, мес.	Муфлоны		Гибриды	
	живая масса, кг	среднесуточный прирост, г	живая масса, кг	среднесуточный прирост, г
При рождении	3.35	—	4.37	—
I	7.18	125	10.55	206
II	9.95	110	14.55	169
III	13.13	108	17.55	147
IV	15.85	104	14.80	128
V	17.58	90	21.92	116
VI	18.73	80	23.92	108
IX	20.25	60	28.22	80
XII	22.66	53	47.00	—

Из табл. 2 видно, что во все возрастные периоды гибридные животные по сравнению с муфлонами отличались более высокими темпами роста и имели большую живую массу. В годичном возрасте эта разница составляла 107%.

Интересные особенности выявлены в наследовании окраски (табл. 3). До настоящего времени в производстве гибридов участвовало 4 самца—отец с тремя сыновьями от двух неродственных самок. В первые

Таблица 3. Встречаемость различных вариантов окраски у гибридов I поколения

Год рождения	Получено гибридов	В том числе по цвету шерсти			
		белый	белый с отметинами	светло-коричневый	темно-коричневый
1982	2	2			
1983	2	1	1		
1984	9	4	2	2	1
Всего (%)	20 (100%)	7 (47%)	5 (25%)	4 (20%)	2 (10%)

2 года у всех 4 ягнят преобладал чисто белый цвет. В приплоде 1984 г. доминировал материнский белый цвет с наличием коричневых отметин. В двух случаях отмечался светло-коричневый окрас волос, напоминающий отцовскую форму, а одно животное имело темно-коричневую пигментацию, напоминающую окрас аборигенных домашних овец породы казах. Любопытно, что в 1985 г. самка, принесшая темный приплод, спарившись с родным братом предыдущего самца, вновь принесла темно-коричневого ягненка. Две другие самки с одними и теми же партнерами приносили белых, пестрых или светло-коричневых ягнят, что свидетельствует о случайном распределении генов окраски с общим преобладанием материнской наследственности. С возрастом цвет волосяного покрова ягнят светлеет, и лишь темно-коричневые особи сохраняют свой сильно побуревший окрас.

Необходимо отметить, что в опытах Иванова и Белехова [4] из 13 гибридов, полученных от спаривания европейского муфлона с меринской овцой, 10 были белыми, а 3 бурыми. По данным Шарипова и др. [10], при спаривании архаров и уриалов с белыми матками казахской тонкорунной породы все полученное потомство имело коричневую окраску шерсти. Это позволяет сделать заключение, что гены пигментации муфлонов, как азиатских, так и европейских, рецессивны, а архаров и уриалов доминантны в отношении белой окраски.

Одним из признаков, указывающих на рецессивность белой окраски муфлонов, является наличие у них белых седловидных пятен на боках, чего нет у уриалов и архаров. Это предположение необходимо проверить биологическими методиками анализа.

В настоящее время с гибридами ведется работа в двух основных направлениях. Первое — использование дополнительной возможности сохранения генофонда муфлонов путем проведения работ по поглощению полученных гибридных самок I поколения муфлонами до V—VI поколений, когда доля крови домашних овец составит 1/32 или 1/64. Полученные таким образом высококровные гибридные животные по фенотипу ничем не будут отличаться от муфлонов и могут быть использованы в зоопарковых экспозициях, в охотничьих хозяйствах закрытого типа. Второе — работы по использованию гибридных самцов I поколения для улучшения различных хозяйственно-полезных качеств домашних овец. Таким образом, проводимая нами гибридизация представля-

ет интерес и с точки зрения изучения процесса domestikации овец, эволюции пород домашних овец, создания новых пород.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айрумян К. А., Гаспарян К. М. Сб.: Разведение и создание новых популяций редких и ценных видов животных, Ашхабад, 1982.
2. Гаспарян К. М. Сб.: Мат-лы конф. «Фауна и ее охрана в республиках Закавказья», Ереван, 1975.
3. Гаспарян К. М., Маркрян Э. Г. Сб.: Редкие виды млекопитающих и их охрана, М., 1977.
4. Гаспарян К. М., Маркрян Э. Г. Сб.: Мат-лы конф. мол. уч., посвящ. 60-летию Великой Октябрьской Социалистической революции, Ереван, 1977.
5. Навин М. Ф., Белехов П. П. Полн. собр. соч., 2. М., 1963.
6. Лобанов Н. В., Треус В. Д. Сб.: Эколого-морфологические особенности диких родичей домашних овец, М., 1978.
7. Малиновский А. В. Охотничье хозяйство европейских социалистических стран. М., 1973.
8. Минасян Л. Г., Гаспарян К. М., Антомян А. Ш., Эгнатосян В. А., Овсепян Л. А., Хримян А. И. Зоосборник, Ереван, 1986.
9. Райбуле Н. Наука и техника, 12. Рига, 1976.
10. Шарипов К., Вишнянская С. С., Всеволодов Э. Б., Кабир Биюк-Ослам А. Вопросы гибридизации копытных, М., 1980.
11. Эгнатосян В. А., Степанян Э. Г. Сб.: Мат-лы конф. мол. ученых, посвящ. 60-летию Великой Октябрьской Социалистической революции, Ереван, 1977.
12. Seidel E., Schreiber P. Unsere Jagd. 21, 7, 214—215, 1971.

Поступило 22.V 1986 г.

Биолог. ж. Армения, т. 39, № 8, с. 664—669, 1986

УДК 562/560

ОХОТА И СКОТОВОДСТВО УРАРТОВ

С. К. МЕЖЛУМЯН, Л. Е. ОГАНЕСЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван,
Ереванский государственный университет, кафедра зоологии

Аннотация — В результате анализа остатков домашних и охотничье-промысловых животных выявлены и детализированы специфические черты хозяйства урартского города Аргштихтинилл. Установлены наличие новой отрасли хозяйства — развитого свиноводства, большой удельный вес охоты; зависимость охоты и скотоводства от географической зональности.

Պատկերի — Հետախնդի և որսորդական կենդանիների մասշտաբների անալիզի արդյունքում ընձեռնված շտապաշտված ոտաբառական իրադրությունների քաղաքի տնտեսության մեջ չորս տասնմասնականությունները:

Հարմար զարման տնտեսության երբ հարմար խոզաբուծության ավելանալու, որսորդության վերահսկող զորք, որի ու տնտեսականության կապը աշխարհագրական պայմանների հետ:

Abstract — As a result of analysis of the remains of domestic and game animals, the specific traits of the economy of the Urartian town Argsh-tihinill have been manifested and detailed. The presence of a new sphere of animal breeding, namely, of developed pig breeding, a large percentage of hunting, dependence of hunting and animal breeding on geographical zones have been established.

Страна Аза (ни) занимала плодороднейшую и обширную часть Араратской долины, ограниченную реками Аракс, Ахурян, Раздан и Касах. На ее территории были построены крупнейшие урартские центры Восточной Армении Эребуни (781 г. до н. э.), Аргиштихинили (776 г. до н. э.) и Тейшебани (817 г. до н. э.), составляющие основу урартской власти в Закавказье на протяжении двух столетий [4]. Уже к середине VIII в. до н. э. Аргиштихинили являлся самым крупным в масштабах Урарту городом, имеющим многотысячное население и весьма сложную этническую и социальную структуру. Как будет показано ниже, именно в этот период наряду с искусством и ремеслами высокого уровня развития достигли также основные отрасли хозяйства.

Результаты раскопок свидетельствуют о больших масштабах государственных, храмовых и частных хозяйств, обилии скотских помещений в жилых кварталах города. Однако количество найденных остатков домашних животных оказалось неадекватным числу скотских помещений, имеющих почти в каждом доме. Это объясняется тем, что в период гибели города (конец лета) скот был угнан в горы, на альпийские луга, и хлева многочисленных домов не только пустовали, но и были тщательно убраны [5]. Однако этот скромный в количественном отношении материал оказался настолько информативным, что позволил внести существенные коррективы в сложившиеся представления о урартском скотоводстве [1, 3], по-новому осветить состояние скотоводства и охоты, а также выявить локальные особенности хозяйства жителей Аргиштихинили и прилегающих поселений.

В результате систематических раскопок города (1962—1983 гг.) в настоящее время в нашем распоряжении имеется около 2780 костей, по крайней мере, от 178 особей.

Результаты определения костных остатков, представленные в табл., не оставляют сомнений в том, что животноводство в период Урарту являлось экономически более значительной отраслью хозяйства, чем охота. Исключения, к числу которых относится материал города Аргиштихинили, как увидим позже, не нарушают общего представления о хозяйстве племен эпохи железа.

Скотоводство у населения Аргиштихинили и подвластных ему абригенов отличалось, по сравнению с таковым Эребуни и Тейшебани, большими масштабами разведения свиней, на долю которых приходилось около одной четверти общего количества сельскохозяйственных животных.

Обилие фрагментов челюстей поросят с молочной генерацией зубов, равно как и многочисленность костей посткраниального скелета, свободных от эпифизов, свидетельствуют о том, что они в большинстве случаев принадлежали молодым особям.

В условиях жаркого климата Араратской долины мясо молодых свиней служило вполне калорийной пищей, при отсутствии крупного и мелкого рогатого скота, в весенне-летнее время находящегося на высокогорных пастбищах.

Фрагменты костей нескольких взрослых особей обнаруживают большое сходство с меаморскими свиньями, отличающимися рослым экстерьером.

Кости молодых поросят были обнаружены нами не только в специальных помещениях, но и в жилых, в частности, в доме № 1 [5]. В доме кузнеца-бронзолитейщика сделана редкая находка: найдены фрагменты скелета и полная нижняя челюсть свиноматки с четырьмя поросятами, утробными или новорожденными. Эти животные, судя по всему, погибли при каких-то исключительных обстоятельствах.

Остается рассмотреть причины большого удельного веса свиньи в хозяйстве этого города по сравнению с двумя другими урартскими городами. Известно, что разница в относительной численности других видов домашних животных имеет значительно более узкие пределы (табл.).

Возможность существования домашних животных связана в первую очередь с наличием естественной растительности, и следовательно влияние географической зональности на скотоводство должно было проявиться достаточно отчетливо.

В интересующем нас случае мы склонны объяснить это явление действием определенной географической среды, с одной стороны, и направленностью хозяйственного уклада древнейших обществ — с другой. Судя по видовому списку остатков животных, в пределах предгорных и равнинных ландшафтов Армянского нагорья практиковались разные варианты состава стада. Так, в неолит-энеолитических культурных слоях Араратской равнины и приурмийском поясе резко преобладают крупный рогатый скот и свинья. Возможно, значительная обводненность этого района позволяла обитателям близлежащих поселений с успехом разводить именно этих животных.

Однако уже в культурных слоях более поздних эпох в Кура-Аракской низменности удельный вес свиней в хозяйстве значительно падает. Не исключено, что указанная динамика отражает тенденцию к постепенному «усыханию» района к эпохе энеолит-бронзы, приведшему к сокращению подходящих угодий. Ведь известно, что именно к концу III тыс. Аракс резко изменил свое течение.

С конца II и начала I тысячелетия до н. э. вновь изменяется русло реки Аракс [4]. Это обстоятельство явилось одним из мощных толчков для развития хозяйства Урартского царства, и не удивительно, что именно город Аргиштихинли, расположенный в плодородной долине Аракса, был самым цветущим и могущественным среди всех урартских городов. И как прямое следствие — в этой урартской провинции вновь наблюдается развитое свиноводство в отличие от стадиально одинаковых урартских городов (Эребуни, Тейшебани), где свиноводство было слабо развитой отраслью, что выражалось в инфантильности и малочисленности особей [3, 6]. Факт этот не имеет аналогий среди синхронных памятников Армянского нагорья и Переднеазиатского региона.

Применительно к свиньям — животным исключительно мясного направления, поголовье которых резко возрастало в хозяйстве в теплое время года и снижалось после осеннего забоя — степень кормового ес-

тественных угодий должна была иметь особо важное значение. В условиях Араратской долины наиболее кормными должны были быть смешанные леса по берегам Аракса и заболоченные участки. В данном случае решающее значение имела не общая зональность (в основном одинаковая для указанных урартских городов), а условия микроландшафта в районе города Аргиштихинили.

Пониманию роли охоты в древних хозяйствах в значительной мере способствует анализ состава охотничьих животных.

Довольно широкий видовой состав диких животных (табл.), служивших объектами охоты, значительное количество остатков в определенных помещениях, где они по ряду причин [5, 8] хорошо сохранились, свидетельствуют о значительной роли охоты в жизни населения города Аргиштихинили.

Домашние и дикие животные из раскопок урартских городов

Аргиштихинили	Тейшебани	Эребуни
Домашние животные		
Быки и коровы	Быки и коровы	Быки и коровы
—	Буйвол	—
Коза	Коза	Коза
Овца	Овца	Овца
Лошадь	Лошадь	Лошадь
Свинья	Свинья	Свинья
Собака	Собака	Собака
Верблюд	—	Верблюд
Дикие животные		
Сазан	—	—
Форель	—	—
Черепаша	—	—
Серый гусь	—	—
Серая утка	—	—
Пеганки	—	—
Хохлатая черныш	—	—
Малый баклан	—	—
Дрофа-лудак	—	—
Обыкновенная пустельга	—	—
Ворон	—	—
Слепец	—	—
Заяц	—	Заяц
Речной бобр	—	—
Лиса	—	—
—	Куница	—
—	Ласка	—
Барсук	—	—
Камышевый кот	Камышевый кот	—
Гепард	—	—
Кабан	—	—
Олень	Олень	Олень
Косуля	—	—
Джейран	Джейран	—
Белоаровый козел	Белоаровый козел	Белоаровый козел
Муфлон	Муфлон	—

Прежде чем перейти к анализу объектов охоты, отметим, что из 26 видов диких животных 20 обнаружены в помещениях дома № 1 (табл.). С подобным явлением нам не приходилось сталкиваться ни в одном из изученных памятников.

Наличие остатков ряда животных (слепец, еж, черепаха, речной бобр, волчонок, ворон и др.), не связанных непосредственно с хозяйственной деятельностью человека, привлечение целого ряда вспомогательных свидетельств позволили высказать гипотезу об использовании этих животных, их отдельных частей и органов при изготовлении и лекарственных средств и снадобий [8].

Остальные виды животных были неравномерно распределены на территории раскопа, что указывает на одно из излюбленных занятий граждан—охоту. Преобладание остатков диких животных явилось еще одной характерной особенностью этого памятника. Весьма своеобразна и структура охоты. Наряду с общими для трех урартских городов видами промысловых копытных (табл.), в охотничьем хозяйстве Аргиштихники были больше фрагменты птиц, особенно водоплавающих, и рыб, что указывает на существование промысла на них.

Мы не можем согласиться с мнением некоторых авторов, расценивающих подобную ситуацию как кризисное состояние охотничьего хозяйства. Для интересующей нас территории подобное объяснение абсолютно неприемлемо, поскольку один лишь список обнаруженных охот-промысловых животных может быть успешно использован для доказательства противоположной точки зрения. Прекрасно сознавая полезные и вкусовые качества птицы и рыбы, особенно в условиях жаркого климата и отсутствия летом мяса домашних животных, жители Аргиштихники в определенной мере обеспечивали себя высококалорийной и легкоусвояемой белковой пищей.

Такое разнообразие видового состава, включающего в равной мере обитателей хорошо обводненных ассоциаций тугаев, открытых степных пространств, влажных болотистых долин и, наконец, животных скального и горного рельефов, предполагает существование довольно широкой зоны охотничьих угодий.

Впервые на основании возрастных особенностей остатков множества различных животных сделана попытка использовать их в качестве дополнительного аргумента для уточнения времени гибели города.

Ежи, черепахи, барсуки проводят зиму в спячке и пробуждаются в марте—начале апреля. Бобры редко выходят из убежищ зимой. Безоаровые козы ложатся на отдых по весне. Саяны находятся на дне водоема в оцепенении до весны. Особенно важно отметить, что дрофа зарегистрирована в Армении во время пролета и, частично, на зимовках. Ее, по словам охотников, довольно много на пролете осенью в Сардаранатской степи [2], т. е. окрестностях Аргиштихники, где жители спокойно могли добыть эту птицу.

Наиболее точно указывают время гибели города остатки волчонка и лисенка, которые рождаются в марте—апреле. Судя по наличию молочных зубов, оба они ко времени гибели города находились в возрасте до шести месяцев. У первого уже происходила смена молочных постоянными, следовательно, ему было немногим более шести месяцев, а у лисенка—лишь молочные.

С подобной хронологической фиксацией хорошо увязываются также и другие факторы [5].

1. Дале С. К. Изв. АН АрмССР (обществ науки), 1, 1952.
2. Лайстер А., Соснин Г. Мат-лы по орнитофауне Армянской ССР. Тбилиси, 1942.
3. Мартиросян А. А. Город Текшебанин Ереван, 1960.
4. Мартиросян А. А. Армения в эпоху бронзы и раннего железа. Ереван, 1964.
5. Мартиросян А. А. Аргнштнхннлп. Ереван, 1974.
6. Межаумян С. К. Биолог. ж. Армении, 21, 10, 1968.
7. Межаумян С. К. Палеофауна эпох мезолита, бронзы и железа на территории Армении. Ереван, 1972.
8. Межаумян С. К., Мартиросян А. А. Историко-филол. журн., 1, 1972.
9. Оганесян К. Л. Арин-берд (Архитектура Эребуни). Ереван, 1961.
10. Пиотровский Б. Б. Кармир-блур. 1. Ереван, 1950.

Поступило 18.VI 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 8, с. 669—673, 1986

УДК 595.42:591.3

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТЕТРАНИХОИДНЫХ КЛЕШЕЙ АРМЯНСКОЙ ССР

Э. С. АРУТЮНЯН, К. П. ДИЛБАРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Приводятся экологические данные о некоторых представителях надсемейства *Tetranychoidae* Reck, являющихся серьезными вредителями многих сельскохозяйственных культур. Выяснен термический порог и сумма эффективных температур, необходимых для развития различных фаз этих клещей.

Անոտացիա — Բերվում են *Tetranychoidae* Reck զերբնուսանիցի որոշ ներկայացուցիչների կենդանական տվյալներ, որոնք հանդիսանում են շատ գյուղատնտեսական կուլտուրաների լուրջ վնասատուներ:

Փորձվել են չորանոսիմանային շեմը և արդյունավետ ջերմաստիճանների գումարը, որոնք անհրաժեշտ են այդ տզերի տարրեր հասնելու և արդյունավետ համար:

Abstract — Ecological data of some representatives of subfamily *Tetranychoidae* Reck are given, which are serious mites of many agricultural plants. The thermic limit and the sum of effective temperatures, necessary for the development of various stages of mites are found out.

Ключевые слова — тетранихоидные клещи, экология, сумма эффективных температур.

В условиях Армянской ССР вопросы, связанные с определением потребности вредных растительноядных клещей в гигротермических условиях окружающей среды и выяснением влияния этих условий на характер их размножения, остаются еще невыясненными.

Целью настоящей работы являлось изучение ряда экологических особенностей клещей — тетранихид, в том числе действия температуры и влажности на их развитие.

Материал и методика. Объектами исследования (1976—1982) служили клещи *Bryobia redikurzevi* Reck, 1947, *Metatetranychus ulmi* (Koch, 1836), *Schizotetranychus pruni* Oudemans, 1931, *Tetranychus telarius* (Linnaeus, 1758), собранные в пло-

доводческих районах республики. В лабораторных условиях клещей содержали на листьях растений фасоли, земляники, яблони, груши и винограда, на которых они были обнаружены. При изучении сроков развития различных фаз клещей при разных температурных условиях, а также других показателей использовали изолированные пластинки из отчищенных листьев, которые помещали на влажную вату в чашки Петри. Опыты проводили в термостатах и гигротермических комнатах при разных гигротермических условиях. Сумма эффективных температур, необходимая для завершения развития каждой фазы, и нижний термический порог развития определяли по Кожанчикову [1]. Для анализа полученных данных использовали показания, полученные с помощью термогигрографов, а также сведения гидрометеорологических служб АрмССР.

Результаты и обсуждение. Ареал отдельных видов тетранихонидных клещей характеризуется определенным количеством летнего тепла и влажности, а также зимним температурным минимумом. Климат Армянской ССР, несмотря на ее небольшую протяженность, чрезвычайно разнообразен. Так как гигротермические условия играют важную роль в распространении и обитании клещей, то выяснение этих условий является делом первостепенной важности. В ареалах клещей имеются все оптимальные условия для их развития и размножения, в которых они могут повышать свою численность. Например, для нормального развития *T. telarius* летом нужна высокая температура при низкой относительной влажности воздуха, а зимой—низкая температура с низкой относительной влажностью, благоприятная для зимующих самок. Таким климатом с холодной зимой и жарким летом характеризуются Эчмиадзинский, Октемберянский, Арташатский, Араратский, Масисский и Ехегнадзорский районы. Как видно из рис., в этих районах температура в июне—августе выше ($24-26^{\circ}$), чем в других, а относительная влажность воздуха ниже ($43-48\%$). В таких климатических условиях *T. telarius* является серьезным вредителем многих сельскохозяйственных культур. Правда, этот вид встречается и в других районах республики с иными климатическими условиями, как, например, сухим субтропическим климатом, умеренным с мягкой зимой, сухим континентальным, с умеренно холодной зимой. Но в этих условиях клещ за сезон развивается с меньшим числом поколений и имеет низкую численность; вредоносность его не сильно выражена.

Для нормального развития *Br. redikorzevi* и *M. ulmi* нужен сухой субтропический климат (Ноемберянский, Мегринский р-ны), умеренно теплый с мягкой зимой (Горисский) и умеренно теплый со сравнительно теплым летом и умеренно холодной зимой (Аштаракский, Наирнйский, Гугаркский р-ны, когда среднесуточная температура летнего периода достигает $14-23^{\circ}$, а относительная влажность воздуха составляет $50-70\%$).

Schizotetranychus pruni для своего нормального развития и размножения в летний период требует высоких среднесуточных температур воздуха, равных $23-25^{\circ}$, в сочетании с относительной влажностью воздуха $65-70\%$. Как видно, условия развития и размножения этого вида близки к таковым *T. telarius*, тогда как потребность во влаге у них разная, $65-70\%$ и не более 50% соответственно. На территории республики оптимальными для обитания *Sch. pruni* являются условия

Шамшадинского, Ноемберянского, Ехегнадзорского, Азибековского, Аштаракского и ряда других районов, в которых клещ наносит большой вред сельскохозяйственным культурам. *Sch. pruni* может причинить



Рис. Ареалы повышенной вредоносности растительноядных клещей в различных климатических зонах Армянской ССР: I—Умеренный, с теплым продолжительным летом и холодной зимой. Июнь—август: $T^{\circ}C$ 14—18, $W\%$ —72—75. II—Умеренный, с мягкой зимой. Июнь—август: $T^{\circ}C$ 17—23, $W\%$ —52—56. III—Сухой субтропический, умеренно теплый с мягкой зимой. Июнь—август: $T^{\circ}C$ 19—23, $W\%$ —73—75. IV—Сухой, резко континентальный, с холодной зимой и жарким летом. Июнь—август: $T^{\circ}C$ 21—26, $W\%$ —43—53. V—Умеренно теплый с мягкой зимой. Июнь—август: $T^{\circ}C$ 22—26, $W\%$ —50—60. — ареал *Tetranychus telarius* и *Schizotetranychus pruni* (13—Эчмиадзинский, 14—Арташотский, 15—Араватский, 16—Ехегнадзорский, 17—Азибековский, 26—Октемберянский районы) [11—ареал *Metatetranychus ulmi* и *Bryobia redikorzevi* (2—Гугаркский, 3—Степанаванский, 7—Иджеванский, 10—Шамшадинский, 12—Аштаракский, 19—Горисский, 20—Копанский, 21—Мегринский районы)]

серьезный вред сельскохозяйственным культурам также в районах Араватской долины, Центральных районах республики и в ряде других зон с умеренной мягкой зимой, холодной зимой и жарким летом. Здесь,

по нашим данным, большую роль играет не влажность воздуха, а микроклимат, создаваемый субстратом, на котором обитает *Sch. pruni*, где влажность всегда высокая. Высокая численность вида на винограде и других культурах, произрастающих в Араратской долине и в других регионах, где относительная влажность воздуха в целом неблагоприятна для развития клеща, объясняется образованием влажной среды в надпочвенном ярусе под действием грунтовых вод, уровень которых в этих местах высок. Высокая численность клеща отмечается в тех ареалах, где относительная влажность не менее 65% (верхний порог относительной влажности для вида близок к 90%).

Как известно, во многих районах республики под плодовые сады осваиваются новые земли, интродуцируются различные сорта плодовых деревьев, с которыми часто вносятся новые популяции растительноядных клещей. Чтобы установить, какой потенциальной вредоносностью обладают эти популяции в агроклиматических условиях данных районов, необходимо определить термический порог, сумму эффективных температур и выяснить ряд других вопросов, связанных с развитием этих вредителей. Результаты исследований, проведенных в этом направлении, помогут охарактеризовать условия, способствующие расширению ареала или ограничивающие его, определить численность вредных клещей и предсказать число поколений.

Продолжительность эмбрионального и постэмбрионального развития *Br. redikorzevi* изучали при среднесуточной температуре среды от 13 до 22° и относительной влажности 50—60%, *M. ulmi*—от 15 до 25°, а *Sch. pruni*—от 15 до 30°.

На основании данных о продолжительности развития эмбриона, личинки, протонимфы и дейтонимфы *Br. redikorzevi* при различных температурах определен термический порог, который для эмбриона оказался равным 7,7°, личинки—6,4°, протонимфы—6,5° и дейтонимфы—7,3°. Вычислена сумма эффективных температур, необходимая для завершения развития эмбриона, оказавшаяся равной 150,3°, личинки—61,3°, протонимфы—62,1°, дейтонимфы—74,0°. Сумма эффективных температур для окончания развития всех фаз бурого плодового клеща иаирийской популяции при температуре выше холодого порога (6,97°) оказалась равной в среднем 347,7°.

По данным Лившица [2], термический порог для эмбриона *Br. redikorzevi* крымской популяции равен в среднем 7,3°, а сумма эффективных температур, необходимая для завершения развития яйца, в среднем составляет 160°, что на 10° выше наших показателей. Для обеспечения полного развития клеща данной популяции от яйца до взрослой самки требуется сумма эффективных температур, равная в среднем 340°, в то время как для иаирийской популяции в среднем 347,7°.

Средняя общая сумма термического порога для всех фаз *M. ulmi* равна 7,5°, а сумма эффективных температур для завершения развития всех фаз клеща составляет в среднем 210,7°. На материалах Андерсона Лившицем [3] установлено, что для завершения полного цикла *M. ulmi*, не считая периода дополнительного питания, при нижнем по-

роге 8° необходимая сумма эффективных температур составляет 194°. По данным Балевого [5], нижний порог развития клеща равен в среднем 8,6°, а сумма эффективных температур, необходимая для развития одного поколения, равна 175°. Указанные различия в продолжительности развития всех фаз клеща пока объяснить трудно: возможно, они обусловлены биологическими особенностями исследуемых видов, либо разницей в методах исследования.

У *Sch. pruni* термический порог для эмбриона равен 8,3°, личинки—10,3°, протонимфы—8,87°, дейтонимфы—10,16°. Средняя общая сумма эффективных температур, необходимая для завершения развития всех фаз клеща при температуре выше термического порога (9,40°), равна 199,71°. По данным Струнковой [4], при различных температурах холодной порог для эмбриона клеща равен 10,5°, а сумма эффективных температур, необходимая для завершения развития,—55,3°. Согласно сведениям того же автора, для полного завершения постэмбрионального развития при термическом пороге 10,2° требуется сумма эффективных температур, равная 118,9°.

Результаты этих исследований необходимы для разработки системы мероприятий по борьбе с растительноядными клещами, а также для изучения влияния гигротермических факторов на развитие того или иного вредного клеща, выяснения их численности и степени вредоносности в различных климатических зонах республики.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Кожанчиков И. В. Методы исследований экологии насекомых. М., 1—285, 1961.
2. Лившиц И. З. Тр. Никитск. бот. сада, 33, 1—76, Ялта, 1960.
3. Лившиц И. З. Тр. Никитск. бот. сада, 39, 73—110, Ялта, 1967.
4. Стрункова З. И. Изв. отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 1—22, 83—96, 1966.
5. Балева А. Науч. тр. Института защиты растений Българска АН, 3, 7—45, 1960.

Поступило 8.IV 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 8, с. 673—680, 1986

УДК 596.765.8

ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ САМКИ НЕКОТОРЫХ ЖУКОВ-ЗЛАТОК (*COLEOPTERA, BUPRESTIDAE*)

М. Ю. ҚАЛАШИЯ

Ереванский государственный университет, кафедра зоологии

Аннотация — Рассматривается строение внутренних половых органов самок 18 видов жесткокрылых-златок (*Coleoptera, Buprestidae*), относящихся к 13 родам. Результаты исследований могут представить интерес для систематики и филогении семейства.

Շտապիշ — Բազմաանդամ 13 սեռերի պատկանող կարմրաթև ոսկերգեզների (*Coleoptera, Buprestidae*) 18 տեսակների իգի սերրին սեռական օրգանների կառուցվածքը: Անադատությունների արդյունքները կարող են մեկ հետաքրքրություն ներկայացնել բնության ֆիլոգենիայի և կորդարանոսիան համար:

Abstract — The structure of female inner reproductive organs of 18 species, belonging to 13 genera of the buprestid-beetles (*Coleoptera, Buprestidae*) are examined. The results of investigations can be of great interest for systematics and phylogeny of the family.

Ключевые слова: жуки-златки, половые органы самки.

Половой аппарат самки златок в той или иной степени изучен у представителей 10 родов. Дюфур [2] описал половые органы самки *Ancylocheira novemmaculata* L., Штейн [6] изобразил совокупительную сумку и сперматеку у *Anthaxia quadripunctata* L. и *Carpodis cariosa* Pall.; Лабульбен [5] изучил *Anthaxia manca* L., а Гебгардт [3] — *Perotis lugubris* F. Обзор этих работ и описание полового аппарата самки ряда видов (*Acmaeodera* sp., *Cypriacis aurulenta* L., *Nascioides enysi* Sharp, *Agrilus* spp., *Meliboeus violaceus* Kiesw., *Trachys rugmaeus* F.) приведены в работе Касапа и Кроусона [4].

Учитывая интерес, который эти структуры представляют для систематики и филогении, мы предприняли их исследование у ряда видов из Армении (всего 18 видов, относящихся к 13 родам).

Материал и методика. Материал был собран в 1981—1983 гг. Жуки, замороженные этил-ацетатом, фиксировались в 70%-ом этиловом спирте, крупные жуки замаривались голодом для уменьшения их жирового тела. Готовились временные препараты, которые исследовались под бинокулярной лупой при увеличениях $\times 8$ — $\times 56$; для выявления вооружения совокупительной сумки использовался световой микроскоп $\times 200$.

Результаты и обсуждение. Половые органы самки златок состоят из пары яичников, пары латеральных яйцеводов, непарного медиального яйцевода, совокупительной сумки и сперматеки. Изредка встречается также железа сперматеки. Ложный яйцеклад большинства рассматриваемых видов изучен нами ранее [1].

Яичники расположены латеро-вентрально в области 5—6 уростернитов, часто продолжены почти до основания брюшка. Состоят из яйцевых трубочек—овариол меропетического телотрофического типа, число которых в одном яичнике колеблется от 4 до 85 в зависимости от вида. Ниже, при описании отдельных видов, число овариол указывается для одного яичника. Овариолы впадают в более или менее расширенную проксимальную часть латеральных яйцеводов поодиночке или соединяясь в короткие протоки. Вершины овариол заострены или коротко закруглены, обычно соединены концевыми питами.

Вершинная часть медиального яйцевода проксимально образует мешковидный вырост—совокупительную сумку. Проксимальнее места отхождения сумки яйцевод отогнут к вершине брюшка и прикреплен мышцами к заднему краю 8-го уростернита, затем коротко отогнут вперед и разделен на латеральные яйцеводы.

Совокупительная сумка эллипсоидальная, часто почти округлая, у *Lulodella* двулопастная, лежит по оси тела, как это показано на рис. 8 и 12. Внутренние покровы сумки покрыты мелкими складками, иногда также мельчайшими слабохитинизированными шипиками.

Сперматека найдена у большинства изученных златок. Касап и Кроусон ее обнаружили сперматеку у изученных ими *Agrilinae* и

Trachys, однако они признают, что могли просмотреть наличие сперматеки «из-за ее нежной структуры». Мы не изучали видов рода *Trachys*, но у всех изученных нами *Agrilinae* сперматека имелась. Она представляет собой более или менее изогнутую трубку или эллипсоидальное кольцо, соединена узким протоком с вершинной совокупительной сумкой, реже проток впадает в сумку или в медиальный яйцевод у ее вершины.

Железа сперматеки обнаружена нами у *Agrilus biguttatus* F., а Штейн [2] отмечает ее у *Anthaxia quadripunctata*; у всех остальных изученных самок никаких придаточных желез не отмечено.

Ниже приводится описание половых органов у отдельных видов. В скобках после названия—количество изученных экземпляров.

1. *Julodis onopordi andreae* Ol. (5 экз.) (рис. 1). Овариол 4, они проксимально заострены, соединены концевыми нитями. Латеральные яйцеводы длинные, вдвое длиннее медиального яйцевода, проксимально не расширены. Совокупительная сумка небольшая, округлая, ее покровы складчатые; сперматека эллипсоидальная, с длинным протоком, впадающим в медиальный яйцевод.

2. *J. faldermanni* Mord. (4 экз.)—Половой аппарат, как у предыдущего.

3. *Julodella globithorax* Stev. (1 экз.) (рис. 2)—Половой аппарат, как у предыдущих видов, но латеральные яйцеводы асимметричные, правый приблизительно равен по длине медиальному яйцеводу, а левый—вдвое длиннее. Совокупительная сумка двулопастная, лопасти в брюшке отогнуты к вершине сумки, на рисунке показаны распластанными.

4. *Acmaeoderella boryi* Brulle (2 экз.) (рис. 3)—Овариол 5, они проксимально коротко закруглены, соединены концевыми нитями; латеральные яйцеводы проксимально резко расширены, очень короткие. Совокупительная сумка длинная и узкая, сперматека небольшая, с довольно длинным узким протоком, впадающим в медиальный яйцевод.

5. *Anthaxia caucasica* Ab. (2 экз., только что вышедших из куколки) (рис. 4)—Овариол 6, проксимально суженных и соединенных концевыми нитями; латеральные яйцеводы проксимально едва расширены, приблизительно вдвое короче медиального яйцевода; совокупительная сумка длинная и узкая, сперматека в виде не длинной закругленной на конце трубки с длинным протоком, впадающим в вершину сумки.

6. *A. (Craetomerus) hungarica sitta* Küst. (1 экз.)—Половой аппарат, как у предыдущего.

7. *Melanophila decastigma* F. (2 экз.) (рис. 5)—Овариол 9—11, проксимально притупленных и соединенных концевыми нитями. Латеральные яйцеводы короткие, проксимально сильно расширены, совокупительная сумка очень длинная и узкая, сперматека, как у предыдущего вида, но ее проток проксимально образует петлю.

8. *Perotis lugubris longicollis* Kryn. (3 экз.) (рис. 6)—Овариол 38—42, проксимально притупленных и соединенных концевыми нитями; дистально овариолы по 3—5 соединяются в короткие протоки, впадаю-

шие в явно расширенную проксимальную часть латеральных яйцеводов; эти последние немного длиннее медиального яйцевода. совокупительная сумка крупная, вытянутая, сперматека в виде резко изогнутой у середины трубки с недлинным протоком, открывающимся у стыка сумки и медиального яйцевода. Стенки сумки с четкими складками и равномерными слабохитинизированными микрошипами.

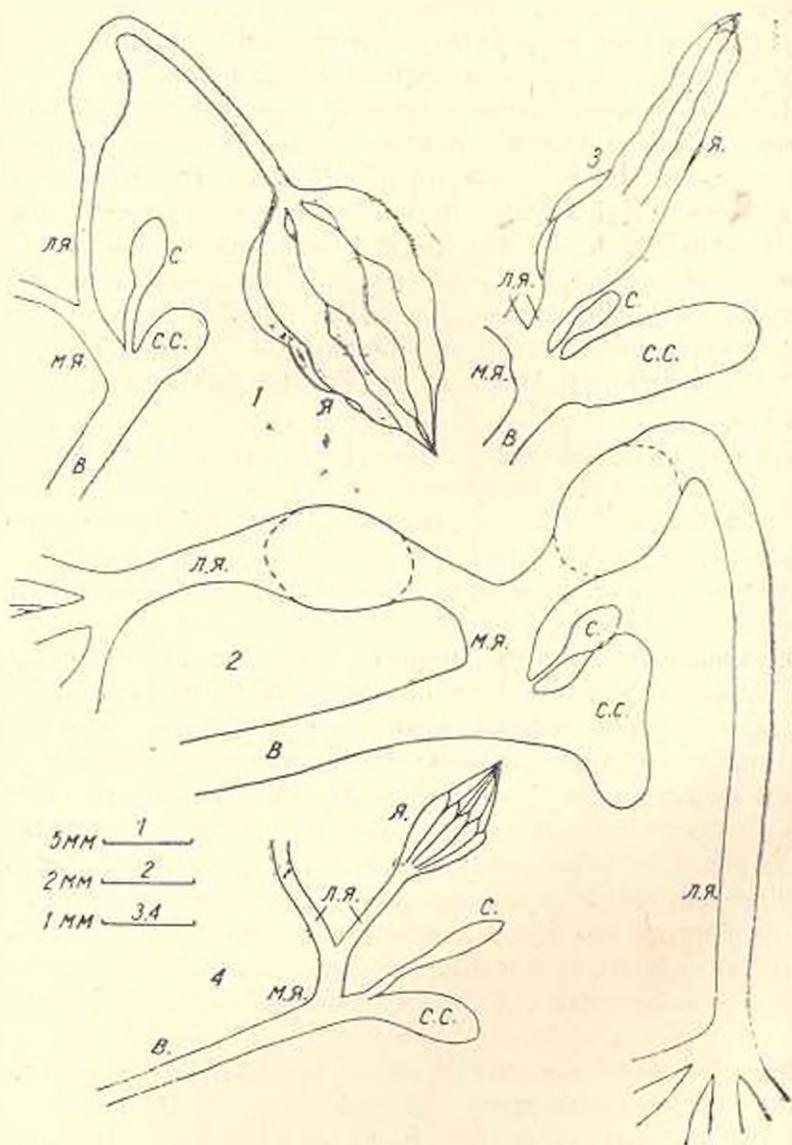


Рис. 1—4. Половой аппарат самки златок (на рис. 2 яичники не показаны, на рис. 1, 3, 4 показан один яичник). 1 — *Julodis onopordi andreae* Ol.; 2 — *Julodella globithorax* Stev., 3 — *Acmaeoderella boyi* Prulle; 4 — *Anthaxia caucasica* Ab.

Условные обозначения: в.—вагинальное отверстие; л. я.—латеральный яйцевод; м. я.—медиальный яйцевод; с.—сперматека; с. с.—совокупительная сумка; я.—яичник.

9. *Capnodis miliaris* Klug (2 экз.) — Овариол 76-85, прокси-

мально, как у *Perotis*, у вершины по 3—5 слиты в короткие протоки, в свою очередь объединенные в 4—5 более крупных стволоч, эти последние, сливаясь, образуют слабо расширенное начало латеральных яйцеводов, которые немного длиннее медиального яйцевода. Совокупительная сумка, как у предыдущего, но шипики больше хитинизированы, короче и толще. Сперматека слабоизогнутая, с недлинным обособленным протоком.

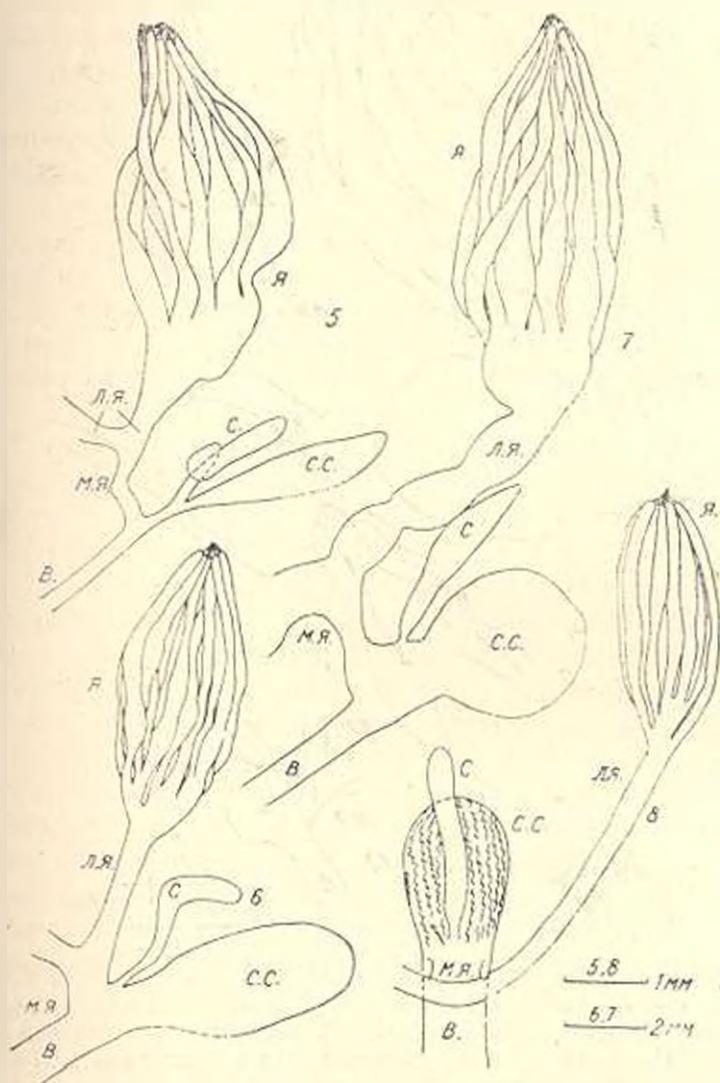


Рис. 5—8. Половой аппарат самки златок (показан один из них): 5—*Melanophila decastigma* F.; 6—*Perotis lugubris longicoelis* Kryn.; 7—*Buprestis mariana* L.; 8—*Chrysobothris affinis tetragramma* Men. Цветные обозначения, как на рис. 1—4

10. *C. tenebrionis* L. (1 экз.) — Половой аппарат, как у предыдущего вида, но сперматека и ее проток немного короче. Число овариол не подсчитывалось.

11. *Buprestis mariana* L. (2 экз.) (рис. 7) — Овариол 30—33, по одиночке или по 2—3 соединены и короткие протоки, впадают в расши-

ренную проксимальную часть латеральных яйцеводов, которые немно- го короче медиального яйцевода. Сумка почти округлая, большая, ли- шена вооружения. Сперматека в виде проксимально суженной, сла- бизгнутой трубки, с коротким протоком, впадающим у вершины сумки.

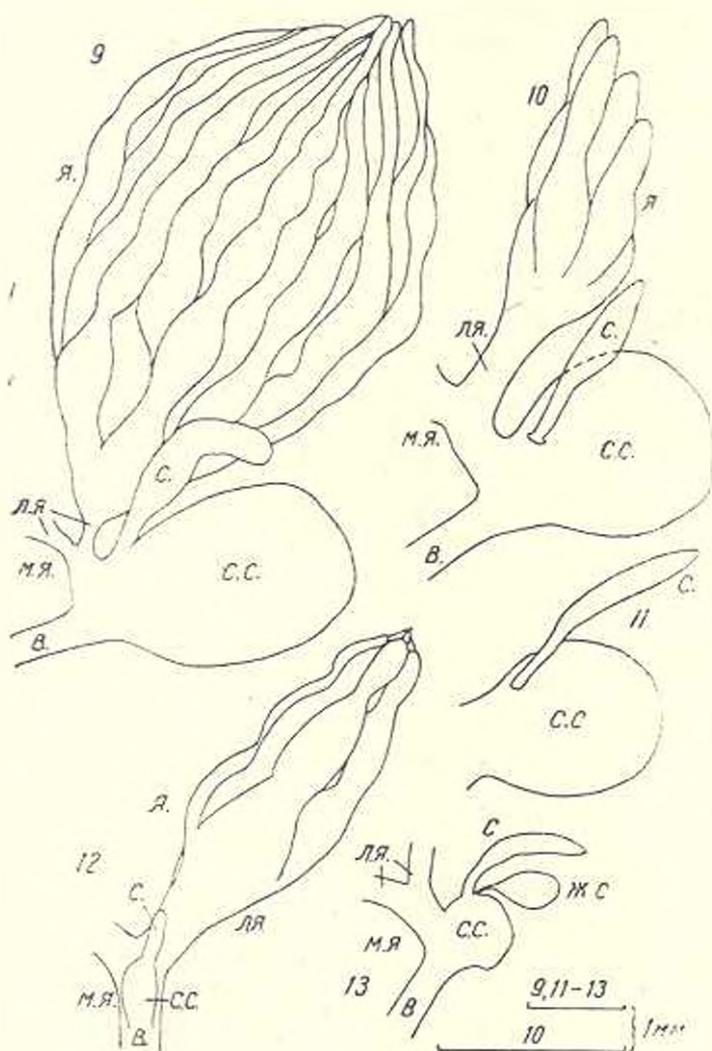


Рис. 9—13. Половой аппарат самки мушек: совокупительная сумка и сперматека *Coroebus tubi* L. (на рис. 9, 10, 12 показан один яичник, на рис. 13 яичники не показаны) 9 — *Sphenoptera glabrata* Men.; 10 — *Coroebus etatus* Olf.; 11 — *C. tubi* L. (совокупительная сумка и сперматека); 12 — *Melibthicus robustus* Küst.; 13 — *Agrilus biguttatus* F.

Условные обозначения: ж.с. — железа сперматеки; прочие обозначения — как на рис. 1—4

12. *Chrysobothris affinis tetragrammi* Men. (2 экз., только что вышедших из куколки). (рис. 8) — Овариол 13—14, проксимально коротко закругленных и соединенных нитями, впадают поодиночке в пер-расширенную проксимальную часть латеральных яйцеводов, которые заметно длиннее медиального яйцевода. Сумка крупная, довольно широкая, с четкими угловатыми складками, но без вооружения; сперма-

тека в виде слабоизогнутой длинной трубки, ее проток короткий, открывается у основания сумки.

13. *Sphenotera glabrata* Мён. (3 экз.) (рис. 9) — Овариол 16—19, проксимально суженных и соединенных концевыми нитями, впадают поодиночке в сильно расширенную проксимальную часть латеральных яйцеводов; эти последние короткие, заметно короче медиального яйцевода. Совокупительная сумка большая, широкая, ее стенка мелкоморщинистая, в равномерных слабохитинизированных шипиках; сперматека резко изогнута, слабо сужена проксимально, с недлинным протоком, открывающимся у вершины сумки.

14. *S. antiqua* III. (2 экз.) — Половой аппарат, как у предыдущего вида, отличается немного более длинными латеральными яйцеводами; число овариол не подсчитано.

15. *Coroebus elatus* Olf. (3 экз.) (рис. 10) — Овариол 6, проксимально закругленных, без нитей, впадают поодиночке в расширенную проксимальную часть латеральных яйцеводов, которые немного короче медиального яйцевода. Совокупительная сумка большая, почти округлая, ее стенка мелкоморщинистая; сперматека проксимально сужена, с недлинным протоком, открывающимся в сумку около ее верхнего сужения.

16. *S. rubi* L. (2 экз.) (рис. 11) — Половой аппарат, как у предыдущего вида, но сперматека более длинная и узкая, вершина ее протока сдвинута на сумку немного дальше, чем у предыдущего.

17. *Melihoerus robustus* Küst. (4 экз.) (рис. 12) — Овариол 6, кошечные нити отсутствуют, латеральные яйцеводы проксимально явственно расширены, немного длиннее медиального яйцевода; совокупительная сумка маленькая, эллипсоидальная, сперматека небольшая, слабоизогнутая, с очень коротким протоком, открывающимся немного латерально и вентрально от основания совокупительной сумки.

18. *Agriulus biguttatus* F. (2 экз.) (рис. 13) — Число овариол не подсчитано, яичники и латеральные яйцеводы, как у *Coroebus*, совокупительная сумка очень небольшая, округлая, сперматека заметно длиннее сумки, явственно изогнута у середины, проксимально слабо сужена, ее проток открывается приблизительно у середины сумки. Имеется железная сперматеки, в виде небольшого мешка с нежными прозрачными стенками, соединенного тонким протоком с вершиной протока сперматеки.

Как видно из приведенных данных, половой аппарат самки элаток обнаруживает значительную изменчивость, однако для выявления закономерностей эволюции этого аппарата и использования его признаков в систематических целях необходимы дополнительные исследования на возможно большем материале.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Калашия М. Ю. Зоол. сб., 12, Ереван, 1983
2. Dejean L. Ann. Sci. nat. Paris, Atlas IV, 20—42, pl. 5—8, VI, pl. 4—9, 17—20, 1825
3. Gebhardt A. Bull. Soc. Sci. nat. Maroc, Rabat, 12, 104—115, 1933.

4. Kasap H. & Croxson R. A. Trans. R. ent. Soc. Lond. 126(4), 441—195, 1975.
 5. Laboulbene A. Arch. Ent., 1, 201—235, 1857.
 6. Stela F. Vergleich. Anat. und Physiol. Insecta, 1817, 1—139, 1847.

Поступило 5.III 1985 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 8, с. 680—684, 1985

УДК 597.6

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДГОРНЫХ И ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ И ЗЕЛЕННОЙ ЖАБЫ

Л. С. МЕЛКУМЯН, А. Г. АЙРАПЕТЯН

Армянский педагогический институт им. Х. Абовяна, Ереван

Аннотация — Изучали экологию амфибий, обитающих в Араратской долине, на средних высотах и в высокогорье. Обнаружены сдвиги в фенологии и резкое сокращение сроков сезонной активности, а также сроков развития головастиков в горах. Высокогорные популяции зеленой жабы более холодоустойчивы по сравнению с таковыми озерной лягушки. Максимальная плодовитость зеленой жабы отмечается в Араратской долине. В высокогорье плодовитость и размеры тела озерной лягушки достигают небольших величин.

Մեկնադրում — Ուսումնասիրված է ամֆիբիաների էկոլոգիան Արարատյան հարթավայրում (850—900 մ), միջին բարձրություններում (1800—1900 մ) և բարձր լեռնային շրջանում (2500 մ)։ Լեռնային շրջանում և անդալարձեր ֆենոլոգիայում և սեզոնային ակտիվության ժամկետները, ինչպես և ջերմաստիճանի զարգացման փուլերի և չափերի կարճակ կրճատում լեռներում։ Գտնվող դոզազի բարձր լեռնային պոպուլյացիաները ավելի ցրտասերացիուն են քան լեռնային գորտիկը։

Abstract — Ecology of Amphibia has been studied in Ararat valley (850—900 m), on average heights (1800—1900 m) and in highlands (2500 m). Shifts in phenology and abrupt shortening of time of seasonal activity, as well as of the period of tadpoles' development in mountains have been found. Highland populations of the green toad are more coldpersistent than that of the lake frog. The maximum fecundity of the green toad has been found in Ararat valley. Fecundity of the lake frog and its body sizes get to their largest amount in highlands.

Ключевые слова: озерная лягушка, зеленая жаба, высотный фактор, плодовитость, сроки развития.

Экология озерной лягушки (*Rana ridibunda*) и зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Армении изучена недостаточно. Имеющиеся данные в основном получены в окрестностях Еревана [2, 3]. В связи с этим выяснение экологических особенностей этих видов на разных высотах представляется целесообразным.

В Араратской долине озерная лягушка заселяет самые разнообразные водоемы, предпочитая мелководные реки со слабопроточной водой и пруды. На Севане (Золзкар) она обитает в прибрежных хорошо прогреваемых водоемах. На стационаре Аргичи этот вид в начале периода размножения заселяет только хорошо прогреваемые альпийские мелкие водоемы, а в первой половине июля, когда возникает угроза их высыхания, предпочитает мелководные реки.

Зеленая жаба в Араратской долине (Гетан) заселяет сады, огороды, проникает даже в открытые пространства полупустыни. Для раз-

множения она часто использует мелководье, временные лужи, образовавшиеся при орошении. На высоте 1800 м этот вид заселяет поля, горные степи, луга. Для икротетания использует мелководье, хорошо прогреваемые лужи песчаных карьеров; в более глубоких и холодных водоемах этих карьеров перестится малоазнатская лягушка (*Rana macrocnemis*). В бассейне Севана зеленая жаба для размножения также использует прибрежные, но более мелкие по сравнению с озерной лягушкой водоемы. На стационаре Аргичи она размножается в ручьях, временных лужах.

Материал и методика. Материал был собран в 1980—84 гг. на следующих стационарах: предгорье Араратской долины—села Мргават Арташатского района и Гетан Масисского района; горы—окрестности сел Кучак Апаранского района и Золакар Мартуниинского района, озеро Севан; высокогорье—река Аргичи, Мартуниинский район, около с. Сарнахпур. Изучались сроки пробуждения, икротетания, развития личинок, постояние гонэд, плодовитость и размеры размножающихся самок, уход на зимовку. Данные о плодовитости получали путем взвешивания части ичииника, подсчета в нем количества икринок, дальнейшего пересчета, исходя из общей массы ичииников, и подсчета икринок в кладке или в ичииниках.

Результаты и обсуждение. Данные фенологии, сроках сезонной активности, размножения, а также развития головастиков озерной лягушки и зеленой жабы приведены в табл. 1. Выход из зимовок раньше начи-

Таблица 1 Фенология зеленой жабы и озерной лягушки на разных высотах

Популяция, высота над ур. м	Выход из зимовки (1 ^я воды)	Начало брачных криков (1 воды)	Икротетание	Резорбция хвоста	Уход на зимовку
Зеленая жаба					
Гетан, 900	26.III—6.IV	1—9.IV (15°)	12.IV—12.VII	18.V—20.IX	10—19.XI
Кучак, 1800	3—12.IV	9—14.IV (6°)	12.IV—23.VI	19.VI—10.VIII	12—18.X
Золакар, 1900	15—20.IV	20—25.IV (7°)	25.IV—6.VIII	11.VII—26.IX	10—13.X
Аргичи, 2500	5—10.V	12—15.V (5°)	17.V—9.VI	5.VII—1.VIII	3—6.X
Озерная лягушка					
Мргават, 850	15—20.III (17°)	28—30.III (17—19°)	3.IV—2.VIII	23.VI	15—25.XI
Золакар, 1900	2—5.V (14)	10—16.V (14—15°)	13.V—15.VII	12.VII—28.VIII	20.X—5.XI
Аргичи, 2500	8—15.V (7)	20—25.V (10—12°)	5.VI—13.VII	25.VII—не все завершают метаморфоз	16.IX—2.X

нается в Араратской долине. В горах (Золакар и Аргичи) период активности у зеленой жабы наступает раньше, чем у озерной лягушки. Уход на зимовку у этих видов на высоте 2500 м происходит также значительно раньше, чем в Араратской долине. Таким образом, в горных и высокогорных условиях период активности озерной лягушки и зеленой жабы резко сокращается, что отражается на сроках размножения, роста и развитии головастиков. На фенологию видов влияет не только высота, но и экспозиция местности. Так, выход из зимовки и размножение амфибий в окрестностях с. Кучак (южная экспозиция) начинаются

значительно раньше, чем на Севане, находящемся всего на 150 м выше.

Наиболее ранние сроки размножения озерной лягушки и зеленой жабы также отмечены в Араратской долине. Озерная лягушка приступает к размножению здесь раньше, чем зеленая жаба, и на средних высотах (Севан) и особенно в высокогорье (Аргичи) отмечается обратная ситуация. На высоте 1800, 1950 и 2000 м снегопад, заморозки и снижение температуры воды до 3° в период массового размножения не всегда препятствуют икрометанию зеленой жабы (мы наблюдали случаи спаривания и икрометания). Таким образом, зеленая жаба в горах более устойчива к холоду, чем озерная лягушка.

Период икрометания в Араратской долине у озерной лягушки длится почти 119, у зеленой жабы 91 сутки, на высоте 2500 м он резко сокращается у обоих видов до 38 у озерной лягушки и 23 суток у зеленой жабы. В бассейне Севана (Золакар) эти сроки значительно растянуты. В окрестностях с. Кучак мелкие водоемы летом высыхают, поэтому период икрометания зеленой жабы здесь значительно короче, чем в Золакаре, где нет угрозы высыхания водоемов.

Общий период эмбрионального и личиночного развития первых кладок зеленой жабы, с момента икрометания до завершения метаморфоза, в Араратской долине длится всего 36, а поздних кладок (например, кладка от 12 июня) — 50 суток. Отдельные особи из поздних кладок завершали метаморфоз через 36 суток, но основная часть головастиков завершает развитие только к 20 сентября.

У озерной лягушки эмбриональное и личиночное развитие в Араратской долине длится 79, а на высоте 1900 м (Золакар) — 60 суток. На высоте же 2500 м (Аргичи) развитие первых кладок завершается за 50 суток, но часть головастиков поздних кладок (например, кладки от 13 июля) не успевают завершить метаморфоз. Так, 2.X.1983 г. мы обнаружили головастиков озерной лягушки на 27–29-й стадии развития. Уже давно начались заморозки, температура воды была ниже 6° , и вряд ли эти головастики успели пройти метаморфоз. Таким образом, вывод [2] о том, что в условиях Армении головастики успевают завершить метаморфоз до осеннего снижения температуры, справедлив только для низменностей. В высокогорье же (Аргичи) головастики, не успевшие пройти метаморфоз, или погибают, или зимуют и завершают его на следующий год [1].

Развитие зеленой жабы в Кучаке длится 42–43 сутки. В Золакаре личинки кладки от 20 июня завершили развитие через 38–40, а от 7 июня — через 44–50 суток после икрометания. Развитие ранних кладок задерживается из-за затяжных холодов. В высокогорье (Аргичи) личинки от 1 июня завершили метаморфоз 5 июля (за 34 сут), а из кладки от 9 июня — 11 июля (за 32 сут). Таким образом, в высокогорье и у жаб отмечается сокращение сроков развития.

Данные о плодовитости и размерах половозрелых особей зеленой жабы и озерной лягушки приведены в табл. 2. Как видно, наибольшая плодовитость отмечается у зеленой жабы в Араратской долине (Гетап), наименьшая — в горах (Кучак и Золакар), особи высокогорной (Аргичи)

Таблица 2. Плодовитость и размеры размножающихся самок зеленой жабы и озерной лягушки на разных высотах

Популяция, высота над ур. м	n	Плодовитость, число икринок			Длина тела, мм		
		$\bar{x} \pm m$ min-max	\bar{x}	CV, %	$\bar{x} \pm m$ min-max	\bar{x}	CV, %
Зеленая жаба							
Гетеп, 900	36	13977±1264 2100-30100	7565	54.3	76.2±1.55 49.0-96.0	9.36	12.2
Кучак, 1800	34	9386-503 1424+17075	293.5	31.2	76.4±1.01 66.2-85.3	5.18	6.8
Золакар, 1900	56	9205+382 2781-15354	2855	31.0	72.0±0.6 60.0-84.4	4.85	6.7
Арчица, 2500	31	11255+1033 1218-26400	5753	51.1	86.0±1.19 71.8-99.6	6.65	7.7
Озерная лягушка							
Мржавец, 850	19	2593±288 846-5525	1257	48.5	81.0±2.39 61.4-105.1	10.41	12.9
Золакар, 1900	47	4688+346 1333-9600	2373	50.6	97.7±0.96 84.0-111.9	6.58	6.7
Арчица, 2500	38	9647+990 2121±26957	6108	63.3	112.1±1.24 90.9-124.8	7.64	6.8

популяции обладают средней плодовитостью. Однако различия в плодовитости жаб этих выборок статистически недостоверны.

В каждой из изученных популяций наблюдается явная зависимость количества икринок от размера самки (рис. 1, 2). Так, в гетеп-

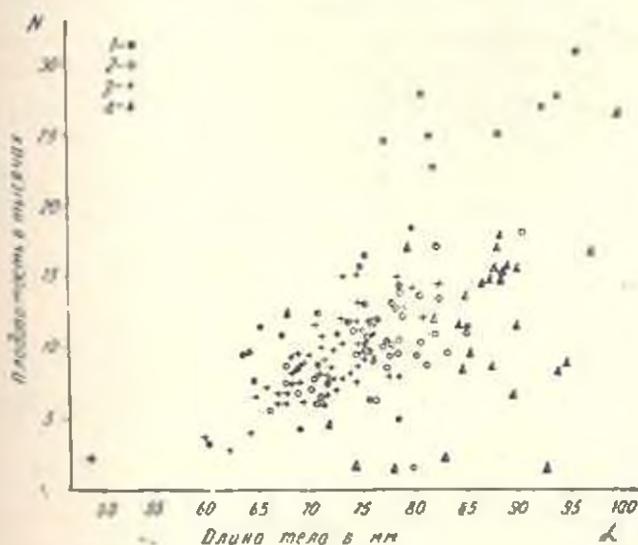


Рис. 1. Зависимость плодовитости самок зеленой жабы от размеров тела на разных высотах.

ской выборке самая мелкая самка (длина тела 49 мм, масса 8 г) отложила 2100 икринок; самка длиной 78 мм и массой 50 г (после икрометания масса уменьшалась до 34,8 г) отметала 13125 икринок в виде шпура длиной 6.6 м, а в кладке наиболее крупной самки длиной 96 мм и массой 121 г было около 30100 икринок. Тем не менее не всегда бо-

лее крупные особи обладают большей плодовитостью. Например, самка длиной 91 мм и массой 73 г (после икрометания—47 г) отложила около 18300 икринок (длина шнура—9,15 м), а более мелкая самка длиной 81 мм и массой 56 г—около 28000 икринок при длине шнура 12 м. Масса кладки у зеленой жабы составляет 8,7—26,0 г.

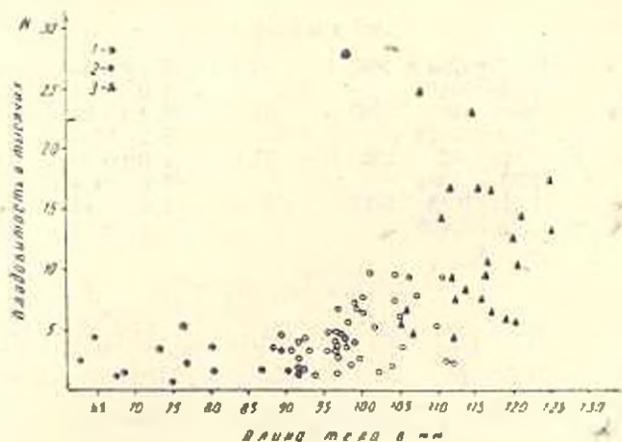


Рис. 2. Зависимость плодовитости озерной лягушки от размеров тела на разных высотах.

Несколько иная картина обнаружена у озерной лягушки (рис. 2), у которой с высотой увеличиваются как размеры тела, так и плодовитость самок, причем оба эти параметра достигают наибольших значений в высокогорье (Армичи). Как и у зеленой жабы, не всегда крупные особи более плодовиты. Так, у самки (самой крупной) с длиной тела 125 мм и массой 300 г обнаружено 17374 икринок, а у более мелкой лягушки с длиной тела 98 мм и массой 170 г—26957 икринок.

Таким образом, с переходом из равнины в горы и высокогорье у озерной лягушки достоверно увеличиваются плодовитость и линейные размеры самок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Боркин Л. Я., Бергер Л., Гюнтер Р. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 101, 29—47, 1981
2. Папанян С. Б. Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 5, 11, 39—48, 1952
3. Папанян С. Б. Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 10, 9, 97—106, 1957

Поступило 25.X 1985 г.

ИММУНОТЕРАПИЯ ПРИ КОМПЛЕКСНОМ ЛЕЧЕНИИ ЗАКРЫТЫХ ПЕРЕЛОМОВ БЕДРЕННОЙ КОСТИ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Г. В. ТАРХАНЯН, С. А. МУШЕГЯН, В. А. МКРТЧЯН, А. А. ПЕТРОСЯН

Ереванский институт усовершенствования врачей МЗ СССР

Аннотация — На модели закрытых переломов бедренной кости крыс разработаны способы общей и местной иммунотерапии в сочетании с оперативным вмешательством. Показано, что перенос в зону повреждения «обученных» лимфоцитов и введение экстракта тимуса сингенных доноров способствуют повышению иммунореактивности организма и снижению частоты инфекционных осложнений послеоперационных ран.

Մտնություն — Պահեստների սպորտների փակ կոտրվածքների մոդելի վրա փորձարկվել է տեղային և ընդհանուր իմունոթերապիայի մեթոդներ՝ զուգանցված վիրահատական միջամտության հետ:

Սույն և արվել, որ «ուսուցված» իմֆոցիտների փոխադրումը կոտրվածքի շրջան և իմունայն սրկզնույին զննորների էրստրակտը ներարկումը բարձրացնում արգանքվոր իմունոռեակտիվությունը և իջեցնում էնոսպերացիոն վերերի ինֆեկցիոն բարդությունների հաճախականությունը:

Abstract — On the model of rats thigh-bone closed fractures the methods of total and local immunotherapy in combination with operative interference have been worked out.

The transfer of "trained" lymphocytes to the zone of injuries and the administration of the extract of thymus single donors increase the immunoreactivity of the organism and decrease the frequency of infectious complications of postoperation wounds.

Ключевые слова: бедренная кость, иммунотерапия, переломы.

Экспериментальная и клиническая травматология располагает многими доказательствами участия иммунных механизмов в патогенезе инфекционных осложнений послеоперационных ран, восстановительных процессов мягких тканей и ренаративной регенерации костной ткани [1, 2].

В настоящей работе приводятся результаты изучения динамики клеточных показателей иммунитета у животных с индуцированными травмами задних конечностей.

Материал и методика Эксперименты проведены в лаборатории иммунологии НИИ кардиологии МЗ АРМССР в 1981—83 гг. Под опытом находились 175 крыс (массой 120—150 г), разделенных на 4 группы: I. 50 животных, которым после нанесения травмы и оперативного вмешательства (произведенного под общей анестезией) инфицировали послеоперационные раны; II. 50 крыс, которым после нанесения травмы, оперативного вмешательства и инфицирования послеоперационных ран парентерально вводили полипептидный экстракт тимуса, местно—«обученные» лимфоциты сингенных доноров; III. 50 крыс с травмой, остеосинтезом, с последующим инфицированием послеоперационных ран, которым в качестве лечебных средств парентерально вводили полипептидный экстракт тимуса, «обученные» лимфоциты и антигенспецифические су-прессорные клетки (местно) сингенных доноров; IV. 25 интактных животных.

Для получения исходных показателей иммунологической реактивности и иммунорегуляторных клеток под опытом находились 150 крыс-доноров.

Животных забивали через 3 и 15 дней, после нанесения травмы, оперативного вмешательства и начала лечебных мероприятий и проводили следующие исследования: реакцию торможения миграции макрофагов (РТММ); кожные пробы (КП); определение числа микробов в 1 г ткани (ОЧМ); определение показателей завершеного фагоцитоза (ПЗФ). При постановке РТММ и КП в качестве антигена использовали фитогемагглютини (ФГА), стафилококковый аллерген и экстракт мягкой ткани безривитактных животных.

Результаты и обсуждение. Наблюдения в послеоперационный период выявили ряд особенностей течения раневого процесса в зависимости от характера проведенного лечения. В контрольной группе крыс в 15-ти случаях из 50-ти (30%) выявлены признаки инфекционных осложнений—гнойные выделения из ран, расхождение швов, отек, повышение температуры тела, лейкоцитоз, отказ от пищи и др. У остальных крыс послеоперационные раны заживали первичным натяжением.

В группе крыс, получавших иммунотерапевтические средства, заживление послеоперационных ран первичным натяжением выявлено в 96% случаев. При этом результаты иммунологических и микробиологических исследований показали, что снижение частоты инфекционных осложнений в послеоперационном периоде главным образом обусловлено повышением иммунореактивности организма и снижением критического уровня микроорганизмов в тканях.

Данные, представленные в табл. 1, показывают, что к 3-му дню опыта между группами животных в показателях кожного тестирования как с использованием стафилококкового аллергена, так и экстракта мягкой ткани, существенной разницы не отмечалось. К 15-му дню в контрольной группе крыс имело место статистически достоверное уве-

Таблица 1. Данные кожно-лапочных проб в группе животных с индуцированными травмами

Группа животных	Число животных в каждой группе	Через 3 дня после травмы		Через 15 дней после травмы		
		стафилококковый аллерген	экстракт мягкой ткани	стафилококковый аллерген	экстракт мягкой ткани	
Диафизарный перелом бедренной кости	Остеосинтез, инфицирование ран (контрольная)	25	0.41±0.1	0.41±0.2	0.48±0.2	0.47±0.1
	Основная—остеосинтез, инфицирование ран, введение полипептидного экстракта тимуса, перенос «обученных» лимфоцитов.	25	0.42±0.1	0.41±0.3	0.43±0.1	0.42±0.1
	Основная—остеосинтез, инфицирование, ран введение полипептидного экстракта тимуса, перенос «обученных» и супрессорных клеток.	25	0.42±0.2	0.42±0.1	0.42±0.1	0.42±0.1
Интактные	Р	25	0.41±0.1	0.41±0.1	0.42±0.1	0.42±0.1
	Р ₁₋₂		>0.05	>0.05	<0.01	<0.01
	Р ₁₋₃		>0.05	>0.05	<0.01	<0.01
	Р ₁₋₄		>0.05	>0.05	<0.01	<0.01
	Р ₂₋₄		>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

лической толщины лапок (при введении стафилококкового аллергена и экстракта мягких тканей) по сравнению с группой животных, получавших общую и местную иммунотерапию, а также с интактными крысами.

Таблица 2. Показатели фагоцитоза.

Группа животных	Число животных в каждой группе	Через 3 дня после травмы		Через 15 дней после травмы	
		ФА	ФИ	ФА	ФИ
Основная — остеосинтез, инфицирование ран.	25	43,5±1,2	5,4±0,7	43,4±1,4	5,4±0,4
Основная — остеосинтез, инфицирование ран, введение полипептидного экстракта тимуса и «обученных» лимфоцитов.	25	45,8±1,8	7,6±0,8	53,6±1,8	8,1±0,9
Основная — остеосинтез, инфицирование ран, введение полипептидного экстракта тимуса, «обученных» и супрессорных лимфоцитов.	25	45,9±1,7	7,7±0,9	53,6±2,0	7,8±0,3
Интактные	25	57,4±2,1	10,1±0,8		
P ₁₋₂		>0,05	>0,05	<0,01	<0,01
P ₁₋₃		>0,05	>0,05	<0,01	<0,01
P ₁₋₄		<0,01	<0,01	<0,01	0,01
P ₂₋₄		<0,01	0,01	>0,05	>0,05

Из данных в табл. 2 видно, что нанесенная травма и оперативное вмешательство снижает переваривающую способность нейтрофилов периферической крови. К 15-му дню опыта фагоцитарная активность и фагоцитарная интенсивность (ФА и ФИ) в контрольной группе оставались на довольно низком уровне. Вместе с тем у животных, получавших иммунотерапию, отмечалось повышение этих показателей. Эта разница статистически достоверна. Однако следует отметить, что к 15-му дню опыта показатели ФА и ФИ у животных основной группы были ниже, чем у интактных крыс.

Известно, что снижение критического уровня микроорганизмов является одним из объективных признаков заживления инфицированных и гнойных ран. У большинства животных (92%) контрольной группы через 3 дня после нанесения травмы и оперативного вмешательства количество микроорганизмов в тканях превышало критический уровень, через 15 дней отмечалось увеличение частоты случаев, когда число микроорганизмов в 1 г ткани было ниже критического уровня (с 2 до 10). В группах крыс, получавших общую и местную иммунотерапию, резко снижалась частота случаев, когда число микробов в 1 г ткани превышало 10⁵.

Таким образом, примененные средства иммунотерапии снижают частоту послеоперационных инфекционных осложнений и способствуют заживлению ран по типу первичного натяжения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дилак Г. М. Ортопед. травматол., 6, 29—32, 1982.
2. Аскалонов А. А., Гордищенко С. М., Воронков С. Ф. Ортопед. травматол., 3, 32—33, 1983.

Поступило 24.IV 1986 г.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ТРОФИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

С. М. ЯБЛОКОВ-АНЗОРИАН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — До сих пор естественный отбор понимался согласно трактовке Дарвина, этот тип отбора не направлен. Но существует, с нашей точки зрения, и другой тип отбора, названный нами трофическим. В основном он проявляется в условиях постоянной среды и стремится стабилизировать трофические цепи биоценозов, он направлен. Этот тип отбора долгое время развивался в морях и океанах, где образовал пирамиды, но с повышением степени свободы организмов он проявился на суше и привел к созданию человека.

Պատմություն — Տարգացնելով բնական ընտրության երկուսի բնույթի մասին իր պատկերացումները, Հեղինակը մարդու առաջացումը բացատրում է որպես տրոֆիկ հիշվող էվոլյուցիայի վերջնական էտապ՝ նահապետի դարձնելու էվոլյուցիայի որոշանման շտեր:

Abstract — Developing his conception of the dualistic nature of the Natural Selection the author explains the creation of man as the final stage of the kind of Evolution, which he has called the trophic one, in opposition to the Darwinian selection, which has no limit (see also: L'évolution trophique, *Année biolog.*, 25 (1): 1—23, 1986).

Ключевые слова: естественный отбор, трофическая эволюция, происхождение человека.

С тех пор как Ч. Дарвин показал роль естественного отбора в процессе эволюции, этот отбор был признан ее ведущим фактором почти всеми эволюционистами. Однако его особенности были недостаточно поняты из-за недоучета специфики его влияния на разные уровни биоценозов.

Согласно представлениям Дарвина, каждая особь, потерявшая в безбрежном мировом пространстве, боролась за свое выживание путем повышения своей приспособляемости к местным условиям среды. В дальнейшем вместо особи за элементарную единицу эволюции была признана популяция, так как судьба каждой особи приобретает эволюционную значимость лишь постольку, поскольку она отражается на судьбе своей популяции. А каждой популяции свойственны определенный биоценоз и биотоп, хотя некоторые популяции кочуют и могут тем самым изменять и тот и другой, чем расширяется арена их жизни. В условия существования популяций дополнительные уточнения внесло учение об экосистеме, исследующее распределение потоков энергии по ее трофическим цепям и сетям, чем определяется доля энергии, поступающая в каждую популяцию. А так как эта энергия в большин-

стве случаев солнечного происхождения, то она колеблется циклически, хотя обычно достаточно постоянна из года в год. Соответственно, популяции так или иначе приспособлены к этим колебаниям, но сохраняют свою среднюю плотность, пока условия среды достаточно постоянны.

Таким образом, каждая популяция подвергается воздействию двух независимых факторов. Одним из них является ее биомасса, которая определяется объемом поступающей в нее энергии, а другим — действие естественного отбора, который стремится повысить жизнеспособность каждой популяции, что приводит к увеличению доступной ей энергии в ущерб соседним и тем самым к перестройке имеющихся трофических цепей. Иными словами, один и тот же естественный отбор, действуя однопородно, но на разных уровнях, на уровне популяции стремится увеличить ее биомассу, а на уровне экосистемы — закрепить ее путем уничтожения прироста всех популяций экосистемы. Соответственно, действие отбора можно распределить по нескольким типам. На уровне популяции отбор действует согласно представлениям Дарвина, поэтому его можно назвать дарвинским, на уровне экосистемы этот отбор назван нами «трофическим» [11] и ответственным за «трофическую эволюцию» [13].

Но существуют и промежуточные уровни, так как в любом биоценозе создаются группы организмов, связанных особыми зависимостями, которые можно назвать биоконplexами и которые способны эволюционировать независимо от их экосистемы. К таким биоконplexам можно отнести, например, энтотофильные растения и их опылителей — насекомых, птиц и рукокрылых, многие грибы и их микетофаги, симбионтов и их хозяев и т. д. Многие биоконplexы эволюционируют с пользой для всех их компонентов, следовательно, согласно дарвинскому типу эволюции, но часто наблюдается и трофический тип эволюции, например, между паразитами и их хозяевами или в почвах, о чем указано ниже.

Трофическая эволюция вполне укладывается в рамки ароморфоза покойного акад. А. Н. Северцова, но является лишь одним из его вариантов, так как свойственна лишь консументам, а ароморфоз известен и у растений и включает разные процессы, в том числе и не связанные с трофическим отбором. Но именно трофическая эволюция ответственна за бурное развитие животного мира, намного превысившее развитие растительности. Но как проявляется эта эволюция?

Любая популяция обладает продуктивностью, т. е. способна увеличивать свою биомассу, так как популяция, лишенная такой способности, т. е. обладающая сходными темпами рождаемости и смертности, сокращалась бы необратимо при каждом неблагоприятном для нее событии, а при достаточном количестве таких повторностей была бы обречена на вымирание. Поэтому всякая популяция обладает приростом, но она имеет и врагов, понимая под этим все организмы, так или иначе способные снизить ее численность. Соответственно, когда условия среды достаточно постоянны, трофической эволюции вмещается в обязанность уничтожить прирост всех популяций путем усиления деятель-

ности их врагов. (Вопрос о существовании авторегуляции рассматривается ниже). Соответственно, каждый раз, когда любой популяции удастся увеличить свою биомассу, стратегия биоцепоза приводит к увеличению биомассы и ее врагов. Но и эту биомассу следует регулировать, так что таким путем вопрос не разрешается, а лишь переносится на новые объекты. Однако стратегия природы нашла выход из этого положения путем создания пирамидальных структур.

Первые пирамиды были описаны Элтоном [22] исходя из учета биомассы составляющих ее этажей. Позднее, преждевременно скончавшийся Линдеман [31, 32], построил новые пирамиды, в которых биомассу заменил продуктивностью, что гораздо лучше отразило их биологическое значение.

В таких пирамидах все продуценты занимают нижний этаж, а консументы следующие, причем продуктивность каждого этажа тем ниже, а жизненность тем выше, чем выше расположен данный этаж; каждый этаж поглощает продуктивность нижерасположенного, так что природе остается отрегулировать продукцию лишь последнего этажа. Конечным этапом построения пирамид является создание цивилизованного человека, так как лишь он способен закрепить все трофические цепи экосистем, тем самым извлекая из них наибольшую возможную продукцию для своих нужд, а также отрегулировать собственную продукцию согласно своим ресурсам. Как известно, уже сейчас существует несколько цивилизованных стран, где рождаемость не превышает смертность несмотря на усовершенствование в них медицинского обслуживания.

В отличие от прочих форм арморфоза, трофическая эволюция подчиняется лишь ей свойственной закономерности, которой подвержены лишь консументы, в том числе и человечество. Эта закономерность выражается в необходимости создавать новые группы консументов с повышенной плодовитостью, компенсируемой повышенной жизнедеятельностью, как единственный путь, способный закрепить трофические цепи экосистемы.

Но этим путем достигается лишь временное состояние равновесия, которое автоматически нарушается эволюцией и по-разному в зависимости от ее хода. Если условия среды изменчивы, то существующие экосистемы разрушаются или перестраиваются и торжествует дарвинская эволюция. Но когда они достаточно постоянны, происходит рост пирамид с укреплением трофических цепей. Поэтому представления многих экологов о возможности существования в экосистемах предельного состояния равновесия—климакса Клементца—без воздействия цивилизованного человека фиктивны, а имеющиеся на этот счет данные относятся не к эволюции экосистем, а к их регенерации после неблагоприятных воздействий среды. Наименее словами климакса может создаваться лишь в экосистемах, лишенных эволюционных способностей, а в природе до сих пор таких нет. Но пирамиды могут строиться лишь при достаточно постоянных условиях среды, следовательно, лишь в некоторых привилегированных биотопах, в которых только и могли возник-

нуть новые типы животных, но этот процесс протекает очень медленно. Соответственно, эти типы появились издавна, как это явствует из палеонтологической летописи. Так, первые остатки членистоногих сейчас обнаружены уже в отложениях прекембрия. У хордовых самые древние окаменелости известны из палеозоя, но представлены позвоночными, т. е. формами, гораздо более молодыми, чем исходные хордовые, которые к тому же вряд ли могли оставить четкие следы в древних отложениях, поэтому и хордовые должны были возникнуть в прекембрии.

За отсутствием более четких данных для эволюции древних экосистем можно предложить следующую модель:

На первобытной Земле эволюция должна была возникнуть из-за борьбы прокариотов с исходными вирусами («зовирусами»), питавшимися, те и другие, скоплениями органических веществ абиотического происхождения, с образованием биоценозов из прокариотов, вирусов и зовирусов, эти последние должны были исчезнуть с окислением атмосферы. В этих биоценозах преобладали продуценты, но имелись и сапрофаги. Тогда, как и сейчас, объем биомассы продуцентов определялся объемом доступной солнечной энергии, который, по-видимому, мало отличался от современного, а природу уничтожался вирусами, хотя многие прокариоты должны были погибать из-за недостатка пищи и сами становились пищей для сапрофагов. С появлением протистов создаются и хищники, а многоклеточные начинают строить пирамиды, в которых консументы играют все большую роль, так как они регулируют плотность популяций гораздо полнее, чем вирусы или бактерии, пролиферация которых приводит к вспышкам эпизоотий, регуляторные способности которых очень грубы и резко нарушают строение экосистем.

Интересным примером современной регуляции плотности популяций может служить подавление вспышек у бабочек-волнянок. И сейчас эти вспышки приводят к уничтожению листвы древесных растений, часто на обширных площадях, их подавление достигается взаимодействием богатого набора врагов, в том числе и видов, специально приспособившихся к этим вспышкам, как некоторые птицы (кукушки), жесткокрылые (красотелы, сальфы), которые, однако, не способны их ликвидировать, так что эту роль приходится выполнять разным болезням, в основном вирусам, вирусного происхождения. Этот пример хорошо иллюстрирует градуальный ход трофической эволюции, постепенно обогащающий набор врагов тех популяций, которые нарушают строение трофических цепей, за счет все более эволюционированных организмов. Он также доказывает отсутствие популяционной авторегуляции, как это особенно явствует на примере опустошений, произведенных в США одним видом волнянок — непарным шелкопрядом, проникнувшим туда случайно, или колорадского жука, на родине безвредного, но в Европе ставшего бичом картофеля, или японского хрущика — *Popillia japonica*, также безвредного на родине, но бурно размножившегося в Северной Америке после его случайного завоза. Впрочем, сходные примеры многочисленны, в противовес примерам авторегуляции, которые отсутству-

ют полностью. Однако подавляющее большинство популяций консументов сейчас вспышек не образует из-за совершенства свойственных им экосистем, если только структура этих последних не нарушена человеком. Но эпизоотии остаются главным оружием экосистемы для подавления вспышек консументов почти во всех биотопах.

Наиболее совершенная регуляция численности популяций достигнута в трех первых этапах водных пирамид, о чем подробнее сказано ниже. Здесь вирусы и бактерии уже никакой роли не играют. Но в этих пирамидах эволюция продуцентов и редуцентов осталась очень скромной, хотя и привела к появлению многоклеточных водорослей, роль которых, однако, в пирамидах незначительна.

Наиболее крупные пирамиды известны в пелагиалях океанов и озер. Здесь продуценты представлены главным образом одноклеточными водорослями, в основном диатомеями, перидиниями, кокколитофорами, биомасса которых скромна, но продуктивность огромна. Они питаются богатый и разнообразный зоопланктон (консументы первого порядка), в свою очередь служащий пищей разнообразным консументам второго порядка, распределенным по нескольким этажам, из которых самый верхний состоит в основном из млекопитающих, как киты, кашалоты, ластоногие, и также некоторых птиц. В этих биоценозах трофические связи довольно просты, хотя и более сложны, чем это представлялось раньше. Основными регуляторами являются хищники, биомасса которых во много раз превышает биомассу фитопланктона, флора очень древняя и едва изменилась с палеозоя, фауна каждого этажа в целом тем древнее, а продуктивность тем выше, чем ниже расположен этот этаж, миграции, как суточные, так и сезонные, обычны. Редуценты [60] немногочисленны, в основном представлены бактериями и одноклеточными грибами, роль которых, однако, существенна, так как они возвращают среде из трупов производные азота, фосфора и углекислоты, обогащая ими воды океанов, в чем остро нуждается планктон, но их биомасса скромна (в среднем в 500 раз меньше, чем в наших садах и огородах). Болезни и паразиты немногочисленны и играют подчиненную роль.

Путь трофической эволюции прослеживается замечательно четко, но заметно влияние и других путей, значительно осложнивших исходные трофические цепи, в особенности в верхних этажах. Биомасса консументов велика, но какая-то ее часть из пелагиали поступает в абиссальную зону, служа пищей ее фауне, что приводит к обеднению ресурсов пелагиали.

С пелагиалями океанов интересно сравнить пелагиали озер, например, озера Байкал, относящегося к озерам олиготрофного типа, но близкого к мезотрофному [3].

В этом озере органические вещества на 92% автохтонного и на 8% аллохтонного происхождения.

Биомасса редуцентов (бактерий)—9,4 ккал/м², годовая продукция—314,8 ккал. У продуцентов (фитопланктон)—соответственно 3 и 874,8; у консументов первого порядка (зоопланктон I)—6 и 80,5; у

консументов второго порядка (зоопланктон 2)—3,4 и 8,1; у рыб—5,82 и 3,56; у тюленей (перва)—1,28 и 0,22.

По сравнению с пелагиальми океанов эти данные отличаются в основном обилием редуцентов, громадная продукция которых составляет значительную часть рациона зоопланктона. Обилие редуцентов вызвано обилием трупов, отмершего фитопланктона и прижизненных выделений организмов; аналогичные явления частыми известны и в морях. Донная фауна бедна. Замечательное совпадение в продукции продуцентов и двух первых этажей консументов (в соотношении 100:10:1), несмотря на возросшую роль редуцентов и несоответствия в продуктивности рыб и млекопитающих, что можно приписать скудности жизненных форм в этой экосистеме. С этими оговорками их биоценоз обладает теми же характеристиками, что и биоценозы многих морей и других крупных озер.

В противоположность водным наземные биоценозы отличаются очень сложным строением, при большой скромности пирамидальных структур, так как здесь основные факторы среды на экосистему влияют совершенно иначе. Основными характеристиками наземных экосистем можно считать следующие.

1. Большая изменчивость климата в пространстве и во времени, резко отразившаяся на биоценозах, но по-разному для разных популяций, поэтому здесь большое значение приобрели формы отбора, связанные с изменениями среды.

2. Обилие специализированных экологических ниш, столь редких в пелагиалях, в которых создались многочисленные микробиоценозы.

3. Обилие и разнообразие редуцентов, в том числе и позвоночных, размножившихся из-за обилия органических остатков и выделений, накапливающихся на месте, с образованием многочисленных обратных связей между ними и другими компонентами биоценозов.

4. Обилие болезней, эпизоотий и паразитов, играющих большую роль в регуляции численности многих популяций.

5. Изменчивость наземного рельефа, вызвавшая пространственную изоляцию многих популяций, на эволюцию которых влияло и изменение этого рельефа за геологические периоды.

6. Изменчивость влажности среды в пространстве и во времени, резко отразившаяся на видовом спектре многих биоценозов.

7. Тесная связь наземных биоценозов с почвой, состав биоты которой сильно влияет на специфику каждой экосистемы.

Хотя первые исследования по биодологии восходят к Дарвину и некоторым отечественным почвоведом, основателем этой науки следует считать швейцарского микробиолога Франсэ [23], который впервые изучил микрофауну и флору почвенных биоценозов, назвавших их эдафоном, на примере одного участка около города Базель. Эту биоту можно было бы распределить по трем разным группам биоценозов, если бы они не были переплетены в пространстве теснейшим образом, так что их правильнее рассматривать как три компонента одного целого [48].

Один из них, явно наиболее древний, заселяет капельно-жидкую фракцию почвы, развиваясь в воде. В основном он состоит из прокариотов, протистов, колловраток и водорослей, насчитывает протозоидов, хищников и сапрофагов и служит пищей некоторым членистоногим. Его биомасса и роль в почвообразовательных процессах скромны, но он явился исходным биоценозом почвы, способствовавшим развитию ее прочих компонентов.

Сейчас основная масса почвенных организмов сконцентрирована во втором компоненте—скважинной почве, состоит из бактерий и грибов, питающихся растительным опадом и образующих первый этаж пирамиды этого компонента, с высокой продуктивностью и скромной биомассой. Этими организмами питается богатая фауна беспозвоночных, в основном клещей, многоножек, коллембол и других насекомых, среди них имеются также редуценты. Здесь одноклеточные играют более или менее ту же роль, что и фитопланктон пелагиалей, что побудило Франца рассматривать их как продуцентов, но и здесь настоящими продуцентами являются зеленые растения, произрастающие на месте, опад которых составляет первичную продукцию почвенных биоценозов. Но испражнения беспозвоночных создают ту мелкокомковатую структуру почвы, которой акад. В. Р. Вильямс [1] справедливо придавал ведущее значение в ее плодородии. Наконец, в самой почве развивается третий компонент, самый молодой, состоящий в основном из личинок сравнительно крупных насекомых, в особенности двукрылых и жесткокрылых, а также дождевых червей и нематод, являющихся хищниками, фитофагами и сапрофагами, иногда у одних и тех же видов. В почве живут и некоторые млекопитающие (кроты, сумчатые кроты, некоторые грызуны), представленные фитофагами и хищниками. Разрыхляя почву, эти виды способствуют ее аэрации, а местами и почвообразованию, их испражнения повышают плодородие почвы, как это отмечалось уже Дарвином в отношении земляных червей, но они повреждают корни и выходы. Однако их роль обычно невелика из-за скудности биомассы и продуктивности этого компонента, хотя из этого правила есть и исключения. Так, на английских пастбищах биомасса дождевых червей может быть больше биомассы выпасаемого на них скота [46].

Почвенные беспозвоночные страдают от заболеваний и паразитов, но их роль в регуляции почвенных биоценозов, по-видимому, невелика, хотя точных данных по этому вопросу еще не имеется, а успешное применение некоторых микроорганизмов в борьбе против ряда почвенных вредителей свидетельствует о возможном значении этого фактора. Зато сейчас хорошо известно, что в скважинной почве численность популяций может колебаться сильно, сокращаясь после каждого дождя или полива, а еще больше после вспашки почвы.

Влияние эволюции почв на эволюцию наземных экосистем должно быть очень большим, но изучено недостаточно, так как проследить за ее ходом нелегко. Однако уже большая сложность, богатство и разнообразие почвенных биоценозов свидетельствуют об их длительной эволюции, имевшей решающее значение для повышения плодородия

почв, которое долгое время должно было быть очень скромным, чем объясняется наличие богатой микрофлоры в корнях палеозойской растительности [8]. Сходная микориза существует и сейчас у некоторых растений, произрастающих на бедных почвах. Понадобилось, по-видимому, очень длительное время для достижения такого уровня плодородия почв, которое позволило большей части наземной растительности обойтись без своих грибных симбионтов, хотя и сейчас этот уровень очень изменчив. Таким образом, между почвенной фауной беспозвоночных и растительностью издавна, вероятно почти исходно, образовалась тесная взаимосвязь по образцу нашей биоконплексной модели, резко повлиявшая на эволюцию обеих этих групп, так как специфика почвенного опада должна была отразиться на эволюции почвенной фауны и тем самым на плодородии почв. И сейчас почвы под листовыми насаждениями плодороднее, чем под хвойными.

Таким образом, наземные экосистемы в противовес морским характеризуются богатой эволюцией своих продуцентов, приведшей к расцвету высшей (псилогеновой) растительности, постепенно завоевавшей почти всю сушу, а также вторично проникнувшей в водоемы. Примечательно, что эта эволюция сравнительно быстро привела к образованию деревьев, тогда как кустарниковая и травянистая растительность современного типа возникла гораздо позднее, может быть из-за недостаточного в прошлом плодородия почв, однако и в палеозое высота растений была очень разной.

Долгое время прирост насаждений должен был быть ограничен лишь физическими условиями среды, уровнем плодородия почв и конкуренцией за жизненное пространство, приведшей к бурному росту растений в высоту. Значение консументов должно было быть очень скромным, хотя в окаменелых стволах пермского периода найдены следы ходов насекомых-ксилофагов. Соответственно, и разрушение мертвой древесины должно было протекать очень медленно. Этой причине следует, по-видимому, приписать образование колоссальных отложений каменного угля в верхнем палеозое, в мезозое они уже гораздо меньших размеров, вероятно, потому, что к этому времени разрушение древесины протекало уже гораздо быстрее, хотя и сейчас оно протекает очень медленно, о чем свидетельствует нагромождение мертвых стволов по всех лесах, не эксплуатируемых человеком. Однако и в кайнозое образовались мощные скопления бурого угля, по-видимому, в связи с резким повышением плодородия почв.

В палеозое леса должны были быть завалены мертвыми стволами, образовавшими над почвой толстый слой, препятствовавший прорастанию всходов и развитию почвенной фауны. В таких лесах круговорот веществ сильно замедлялся, а почвы истощались, что должно было привести к отмиранию древостоя, превращавшегося в кладбища древесины, а лесу приходилось завоевывать новые участки суши. По-видимому, именно в этих кладбищах создались главные отложения каменного угля, что подтверждается и рядом находок, хотя некоторые скопления мертвых стволов были вызваны паводками.

Дальнейшая эволюция растительности была направлена на завоевание все более ксерофильных и криофильных станций, как об этом уже писал Энглер, и к образованию многоярусных насаждений, в дальнейшем обогатившихся синузнями кустарников и трав. Замечательно, что и сейчас в лесу большинство кустарников и трав консументами повреждается гораздо меньше, чем древесной, по крайней мере в умеренной зоне, а в гилее почти все консументы держатся в кронах. Но в густом лесу их влияние обычно второстепенное, тогда как оно может стать значительным в изреженных насаждениях или в степях.

Бурное развитие продуцентов привело к полной перестройке консументов первого порядка, а за ними и прочих, в результате чего фитофаги появились во всех группах наземных организмов, от грибков до позвоночных и человека, а также среди растений, в том числе и высших. Соответственно, здесь пирамидальные структуры сохранились лишь частично или создались заново.

Достоверных данных о ходе заселения наземных биотопов не имеется, но заселение материков должно было протекать в три этапа. Сначала и издавна заселились водоемы, затем почвы и, много позднее, наземные биотопы. В водных биоценозах сохранились разные пирамидальные структуры, особенно крупные в озерах. В почве они скромнее, но и здесь могли привести к образованию новых групп организмов. Давно уже была предложена модель дифилетического происхождения членистоногих, а Тиллард даже описал предположительного исходного наземного предка для насекомых и многоножек (Протантера). Однако отсутствие палеонтологических остатков таких предков препятствует разрешению этого вопроса, а онихофоры оказались плохими кандидатами на эту роль из-за спорности их филогенетических связей. Как бы то ни было, в почвах должны были создаться пирамиды, образованные остатками которых сохранились до сих пор. Первые почвы должны были образоваться в речных наносах, где возникла первая наземная растительность, в них же должны были появиться и первые наземные членистоногие. В дальнейшем частые и резкие изменения среды настолько перестроили наземные биоценозы, что сейчас в них сохранились лишь скромные пирамиды из 2—3 этажей недавнего происхождения, не отражающего хода эволюции их пирамид. Но у позвоночных трофическая эволюция четко проявилась в повышении их жизнестойкости и снижении плодовитости. Соответственно, они всегда заселяли верхний этаж существовавших пирамид. Особенно крупной веткой явилось появление теплокровных, которое явно связано с трофической эволюцией. У наземных членистоногих эту эволюцию проследить гораздо труднее.

Давно уже установлено морское происхождение позвоночных, дальнейшее заселение ими суши, откуда они частично снова проникли в моря и океаны, чем они отличаются от наземных членистоногих. Известно также, что сначала заселились берега рек и водоемов, затем леса, откуда жизнь проникла в открытые пространства—саванны, прерывистые степи и, наконец, в арктику и пустыни. Но ароморфозы создались лишь в

стациях с малоизменчивым климатом. Так, первые теплокровные возникли в морях, а род *Номо* в тропической Африке, в период, когда здесь климатические колебания были незначительными. Впрочем, то же верно для ареала всех человекообразных обезьян, тогда как человек, раз возникнув, сравнительно быстро заселил все материки и мало пострадал от ледниковых периодов и силу своей высокой жизнеспособности.

В ходе Эволюции большую роль сыграла пища, но эта роль разная для разных элементов экосистемы. Как мы об этом уже писали [9], она очень скромна, когда пища мертвая, и значительна, когда она живая, так как между ней и консументами образуются сложные и разнообразные взаимосвязи.

В эволюции фотосинтезирующих прокариотов и морских растений роль пищи незначительна, но резко интенсифицируется у наземных растений, среди которых появляются даже консументы (паразиты, насекомоядные растения), и биоценозах играющие, однако, второстепенную роль. У редуцентов роль пищи гораздо сложнее.

Настоящими сапрофитами следует считать лишь одноклеточных и грибы, так как пища прочих редуцентов содержит множество одноклеточных, что сближает их с консументами, от которых они, однако, отличаются четко по ряду особенностей. Так, пригодный пищевой субстрат всегда уничтожается полностью или почти полностью, несмотря на обилие врагов-хищников и паразитов, которые, однако, могут влиять на видовой состав редуцентов, эти последние могут образовывать наслоения, несколько напоминающие пирамиды, но им не равноценные, так как пищевой субстрат остается одним и тем же, но может потребляться по-разному, между редуцентами и консументами известны также переходные формы, которые могут включиться в пирамиды, в том числе и среди позвоночных. В зависимости от их трофики редуценты давно уже распределены по ряду экологических группировок, но среди них грибы образуют особый элемент.

Для грибов характерна зигогамия—особый процесс оплодотворения. Хотя зигогамия известна у некоторых водных грибов (микохитридиевых), она приобрела свое полное биологическое значение у наземных групп, позволившее им заселить самые разнообразные биотопы, а также создать патогенных консументов.

В противовес прочим группам редуцентов, грибы эволюционировали сильно, но лишь в дарвиновском направлении, образовав, однако, часто удивительные биокомплексы, из которых самыми замечательными можно считать лишайники. Многие другие образовались между ними и мицетофагами, они, в частности, интересны тем, что пищевым субстратом для мицетофагов служат плодовые тела грибов, споры которых расселяются экзо- или энтомохорией, чем напоминают плоды.

Что же касается консументов, то для них роль пищи чрезвычайно велика и отражается на эволюции всех их органов, к консументам принадлежат также паразиты и кровососы, но эти последние плохо укладываются в пирамидальные структуры экосистемы и сами пирамид не образуют, а среди вторичноротых паразиты отсутствуют полностью.

Предложенный в этой статье анализ действия естественного отбора значительно отличается от общепринятого. Известны ли сходные высказывания?

В современной литературе имеются некоторые указания на этот счет, но они достаточно туманны, а эволюционное значение пирамидальных структур почти никем не рассматривалось.

Так, Дунбар [21] отмечает, что отбор может действовать на уровень особей, популяций или экосистем, но считает, что во всех случаях он направлен на обогащение спектров консументов, которые якобы очень бедны в субарктике, где экосистемы «имматурные». Однако именно здесь (звукрылые удивительно многочисленны и имеют богатый видовой спектр).

В своих многочисленных работах Макартур [34—36 и др.] настаивает, как и мы [12], на большом влиянии биотического фактора на Эволюцию и преобразования биоценозов, считая [33], что стабильность экосистем зависит в основном от богатства спектра ее консументов; если этот спектр беден, стабильность достигается, да и то непрочно, лишь когда консументы обладают достаточной многоядностью. Однако от этого правила известно достаточно исключений [37, 38, 44, 47]. Он также приписывает каждой экосистеме определенный видовой состав, степень его разнообразия и плотности [36], как, впрочем, и Одум [7].

В 1973 г. появилась теория «Красной королевы» Ван Валена [51, 52], нашедшая ряд сторонников [45, 49]. Согласно этой теории, виды эволюционируют даже тогда, когда условия среды постоянны в силу коэволюции популяций, но в этом случае темпы эволюции, видовой состава и видообразования стабилизируются (его суммарная нулевая гипотеза). Эти представления подкрепляются математической моделью, которая в ее последнем варианте [50] сведена к следующему. Следуя за Майнардом-Смисом [39], выдвигается представление о «зависимости нагрузки» (lag load L), определяемой формулой

$$L = \frac{W - W_0}{W}$$

Здесь W обозначает степень адаптации популяции к условиям среды в данный момент, измеряемую в условных единицах, W_0 — оптимальную адаптацию этой популяции (адаптивный пик) к тем же условиям среды, допуская ее возможное преобразование мутационным путем. Темпы эволюции этой популяции, $V = dW/dt$, принимаются пропорциональными L , т. е. $V = kL$, что достаточно неожиданно. Исходя из [39] Майнард-Смис считал, что W_0 должно было иметь конечную величину, но в его новой трактовке [50] она становится бесконечной, как это допускали Ван Вален, а также Стенсет [49]. Они же признают, что в природе L не поддается измерению и что Эволюция может следовать либо по «стационарному пути», при котором она зависит лишь от изменений физических условий среды, либо по пути «Красной королевы», но что разграничение этих двух путей с помощью палеонтологических

данных часто затруднительно. Однако давно уже Криштофович в своей блестящей теории «полихронных флор» [4] убедительно доказал решающую роль стационарного пути в эволюции растений, сходные данные известны и для животных [10]. Но давно уже мы писали [12], что Эволюция может продолжаться и при стандартизации условий среды, как это считает Ван Вален, хотя многие генетики утверждают обратное. Так, Ли [5] пишет: «при постоянных условиях окружающей среды частота генов в бесконечно большой популяции из поколения в поколение остается постоянной и находится в точках устойчивого равновесия, которые определяются противодействующими систематическими давлениями отбора, миграций и мутаций. Однако в небольших по численности популяциях возможны случайные флуктуации» (стр. 504). Что же касается предложенной математической модели, то она так непосредственно отражает суть дела, что вряд ли заслуживает внимания. Ведь ни «запаздывание нагрузки» L , ни степень адаптации популяций не поддаются измерению в природе, как и темпы эволюции V , которые заведомо не могут быть линейной функцией времени.

Однако основным недостатком указанных выше работ, как и уймы других, следует считать более или менее неосознанное сведение Эволюции к идиоадаптации («fitness» англосаксонских авторов), которая измеряется [15] с учетом лишь выживаемости, плодовитости и продуктивности популяций. В крайнем случае [55] отмечается лишь, что выживаемость зависит не только от адаптивной способности популяции (на примере паразитов, которые неизбежно погибают, когда погибают все их хозяева). А значение эволюции популяций на стабилизацию трофических цепей ее экосистем игнорируется. Прибавим, что Ван Вален изучал взаимодействия лишь на одном уровне пирамид и что никаких отличий между продуцентами и консументами в указанных работах не проводится.

Для нас гораздо интереснее представления Медникова [6], считающего, что «Эволюция экосистем шла путем надстройки пирамид Элтона до тех пор, пока не достигла предела возможного для того уровня радиации, которое Земля получает от Солнца. После этого (приблизительно полмиллиарда лет тому назад) экосистемы эволюционировали количественно, но не качественно» (стр. 469). Эта цитата ценна тем большим значением, которое справедливо приписывается в Эволюции пирамидам, но вряд ли «качественная» Эволюция на Земле, в понимании этого термина Медниковым, зависела от уровня солнечной радиации, которая вдобавок лучше всего усваивается некоторыми одноклеточными (диатомовыми). На наш взгляд, Медников недоучел громадную разность между темпами «количественной» и «качественной» Эволюции, так как в первом случае эти темпы гораздо более медленные, чем во втором, а также специфику этих двух направлений Эволюции:

Ламот и Бурлнер [28], изучая временные изменения биоценозов, отличают в них циклические и «нециклические» преобразования. Эти последние вызваны изменениями в действии внешних факторов (т. е.

действием дарвиновской эволюции) или наличием внутреннего детерминизма, проявляющегося в способности к регенерации до конечного этапа, климакса, («лишь он в состоянии равновесия, правда, относительного» (стр. 7), а регуляцию трофических цепей приписывают «взаимодействию интересов» экосистем и гомеостазу.

Одум [7], рассматривая то, что он принимает за эволюцию экосистем, трактует ее в том же духе, но серии Ламонта и Бурлиера он называет сукцессиями. Однако этот процесс отражает ход не эволюции, а регенерации, для которой используются лишь имеющиеся, иногда недостаточные, ресурсы и не создаются никакие новые таксоны (ведь и регенерация органов может быть несовершенной). Он также рассматривает вопросы длительней эволюции экосистемы, но при этом настаивает на действии отбора на видовом и популяционном уровнях, отмечая, что он может быть полезным для биоценоза в целом, даже в ущерб некоторым из его компонентов, ссылаясь, в частности, на групповой эффект. Но этот эффект настолько разнообразен, что не может быть обобщен и вызывает до сих пор бурные споры [см., напр., 54].

Уже с 1911 г. [26] биологи настаивают на роли плотности в регуляции численности популяций, но имеющиеся данные достаточно противоречивы, как и соответствующие математические модели, часто лишены всякого биологического смысла. В частности, Нихольсон попробовал различать факторы, зависящие и не зависящие от плотности популяций, но Андресварту и Бёрчу [14] нетрудно было доказать искусственность этих отличий. Нихольсон [40] изучал также гомеостаз и стремился доказать наличие авторегуляции плотности популяций, в частности, на примере одного двукрылого сапрофита (*Lucina cuprina*), плодовитость которого зависит от плотности. Но он сам объясняет, что колебания плотности его популяций определяются колебаниями пищевых ресурсов.

В результате своих наблюдений в лаборатории по выращиванию жесткокрылых-хуршаков, космополитных вредителей запасов. Уатт [53] находит доказательство авторегуляции в каннибализме. Но каннибализм лишь форма хищничества, обычная среди насекомых. Среди вредителей запасов он, например, известен у мукоеды *Laemophloeus ferrugineus* Steph., но не у *L. fusillus* Schonherr или *L. turcicus* Grouv [17]. У этих же видов установлена зависимость каннибализма от плодовитости и плотности популяций. У каннибалов повышение этой плотности снижает плодовитость, а у прочих видов повышает ее [29]. Каннибализм отсутствует также у многих двукрылых, в частности, у дрозофил, являясь проявлением трофической эволюции, которое, однако, может исчезнуть и преобразоваться под действием дарвиновского отбора.

Так, многие кокцизеллиды откладывают яйца пачками. Новорожденная личинка, проглотив оболочку своего яйца, часто нападает на соседние яйца, так как ее собственных пищевых запасов хватает лишь на сутки, но обычно отбирает неоплодотворенные яйца, всегда имеющиеся в пачках, но может ошибаться [16, 19]. Таким образом, личинка является каннибалом, но благодаря этому самка обеспечивает потомству

дополнительный источник питания, что следует приписать дарвинской эволюции.

Один из наиболее изученных примеров авторегуляции обнаружен у некоторых грызунов.

Уже в середине века в Европе были известны мышинные напасты, отраженные Моцартом в его знаменитой опере «Волшебная флейта». Многими исследователями установлены пики численности, быстро, но поразному, угасающие после достижения определенного порога всегда задолго до уничтожения доступных пищевых запасов. Однако недавно [27] выращивание полевков в достаточно тщательно огражденном участке позволило достичь плотности, втрое превышающей максимальные пики, установленные у этого же вида, и с уничтожением всей доступной пищи. И в этом случае авторегуляция отсутствует.

Что же касается Ю. Одума, то он убежден в том, что цель эволюции любой популяции сводится к авторегуляции ее плотности с помощью гомеостаза, но обосновывает свои воззрения малоудачными ссылками на работы В. Винне-Эдуардса и Д. Пайментеля.

Первый из них [58, 59] изучал регулирующее действие территориального инстинкта и групповое поведение некоторых теплокровных. (Плотность популяций зависит и от этих факторов, но также и от многих других, так что не поддается простому обобщению). Второй [42, 43] настаивает на обращении генетического эффекта при некоторых взаимодействиях организмов, отмечая, что эволюция растений зависит от плотности популяций их консументов, которые в свою очередь приспособляются к этой эволюции. Такие примеры обычны, они всегда приводят к колебанию численности популяции, образуя биоконтакты, но не свидетельствуют о наличии авторегуляции или гомеостаза.

Согласно представлениям Одума, снижение плотности популяций обязательно повышает продуктивность, и наоборот. Но известно много примеров иных зависимостей. В частности, снижение этой плотности ниже определенного порога приводит к гибели популяции [напр., 14], а в определенных пределах плодовитость зависит не от плотности, а от емкости среды ("carrying capacity" англосаксонских авторов), в том числе от обилия и качества доступных экологических ниш.

Одум и Пинкертон [41] считают, что эволюция всех экосистем направлена на оптимальное использование энергии, поступающей извне, в основном солнечной радиации, путем образования максимальной биомассы, что приводит к установлению ее предельного равновесного состояния. Но эта тенденция сказывается по-разному: более или менее четко у хищников и фитофагов, плохо у паразитов, еще хуже на патогенных организмах, а на коэффициенте использования солнечной энергии путем фотосинтеза не сказывается вовсе. Можно также напомнить, что в хвойных лесах биомасса обычно больше, чем в лиственных, несмотря на частую многоярусность этих последних. Таким образом, роль этой тенденции неоднородна, и установление этим путем предельного равновесного состояния сомнительно.

Также спорным остается вопрос о гомеостазе популяций.

Понятие о гомеостазе впервые было выдвинуто Кэнионом [18] для реакций организма, восстанавливающих постоянный химизм крови после его нарушения теми или иными воздействиями, что необходимо для выживания организма. Сходные воздействия были описаны в дальнейшем во многих других случаях, но всегда при наличии специального гомеостатического механизма.

Позднее Лернер [30] выдвинул понятие о популяционном гомеостазе, под которым он понимал «тенденцию мейдирующей популяции в целом сохранять свой генетический состав, достигнутый на своем предыдущем эволюционном пути». Однако он не сумел доказать существование такого гомеостаза, а тем более его регуляционного механизма, а генетиками уже давно описаны значительные колебания в геноме популяций, даже посезонно [20, 57], совсем иным путем, чем под воздействием гомеостаза. За последние годы появились представления о гомеостазе экосистемы, но без достаточного изучения вопроса, в том числе и Одумом [7], который даже не делает различия между гомеостазом популяции и экосистемы. Он видит его проявление в способности организмов сохранять некоторые биогенетические вещества, в стабильности популяций и экосистем при изменении условий среды, в стремлении уменьшить их энтропию и обогатить спектр компонентов, а также в эффекте, описанном Гесснером [24], установившим, что в листьях, плавающих на поверхности воды, количество хлорофилла на единицу площади водоема изменяется гораздо меньше, чем площадь этих листьев, и независимо от их видовой принадлежности; он также ссылается на некоторые примеры, отмеченные нами выше.

На эти соображения легко ответить, что ни один из приведенных примеров не соответствует гомеостазу из-за громадной разницы в природе и совершенстве регулирующего механизма, что изменения энтропии ничего общего с гомеостазом не имеют, а проявляются по-разному, что многие учтенные явления относятся к процессам регенерации. Таким образом, вопрос о существовании гомеостаза у популяций и экосистем нуждается в доработке. Пока что можно лишь отметить, что отбор стремится оздоравливать популяции, хотя его действие далеко от совершенства, а быстрый рост популяций часто приводит к накоплению в них вредных мутаций, а также к миграциям, иногда своеобразным. Но этими данными вопрос о роли и специфике гомеостаза не решается. Однако сейчас под гомеостазом часто понимают самые разнообразные взаимодействия, в том числе и в биоценозах и популяциях, чем полностью искажается их исходный смысл и ценность этого термина.

Предложенная модель эволюции эукариотов резко отличается от существующих тем, что основную роль в Эволюции приписывает особой форме отбора, названной «трофической», свойственной, однако, лишь консументам, чем объясняется, между прочим, громадная разница в эволюции животных и растений и появление человека. Трофическая эволюция в какой-то мере напоминает ароморфоз акад. А. И. Севернова, но представляет лишь одно из его направлений, то, которое привело к созданию пирамидальных структур экосистем,—вопрос, ко-

торый Северцов не рассматривал. Особенности этой эволюции отличают ее от обычной, названной дарвиновской, они породили много других эволюционных теорий, как финализм, дивергизм, типострофизм, ортогенез и т. д., которые, однако, нашли лишь скромное признание, так как не сумели отразить суть дела.

Из приведенных данных следует, что эволюция протекала по-разному в разных экосистемах, в том числе водных и наземных и в каждом из их компонентов — у продуцентов, консументов и редуцентов. Однако ее основным путем оказалась эволюция консументов, потому что она и только она обладает направленностью. Эта направленность вызвана необходимостью стабилизировать трофические цепи любой экосистемы, что привело к построению пирамидальных структур как производных действия трофической эволюции. Но завершение конструкции этих пирамид требует появления полноценного управленческого аппарата, т. е. разумных существ. Таким образом, неизбежным конечным этапом этой эволюции является создание разумного человечества. Дарвиновская эволюция, наоборот, не имеет предела, так как зависит от изменений среды, которые могут быть вечными.

Действие обоих направлений эволюции прослеживается на любых примерах, так как дарвиновское направление путем конкуренции вытесняет менее приспособленных, тогда как трофическое стремится сохранять всех конкурентов, но подчинять их друг другу, что приводит к пирамидальным структурам, хотя и в них дарвиновское направление продолжает развиваться нормально; но неизбежным производным трофической эволюции является появление разумного существа. Отсюда следует, что если еще где-нибудь в космосе создалась жизнь и образовались биосферы, то и там рано или поздно должны появиться разумные организмы.

Эти представления позволяют, наконец, разрешить один старый спор между дарвинистами и антидарвинистами, сейчас столь многочисленными за рубежом, и ответить на одну основную критику, выдвинутую против дарвинизма.

Как классический дарвинизм, так и его современный вариант — синтетическая теория Эволюции, — утверждает, что Эволюция носит случайный, т. е. ненаправленный характер, «тихогенез», по выражению покойного акад. Л. С. Берга, хотя сейчас многие дарвинисты охотно признают, что возможные направления Эволюции в известной мере ограничены [25, 56], так как «случайный характер мутационной изменчивости не противоречит возможности существования определенной канализованности путей Эволюции, возникающей как результат прошлой истории вида» [2, стр. 56].

Однако уже издавна многие биологи приходили к убеждению, иногда более или менее интуитивно, о существовании направленной Эволюции, отнюдь не определяемой лишь какими-то ограничениями, хотя, за отсутствием лучшего объяснения, прибегали к витализму, т. е. к несуществующему, к эпителем Аристотеля. Но так как в наш век витализм потерял привлекательность, им приходилось черепарывать свои теории во все новые облачения с применением все более замысловатой тер-

минологии. Однако отказ от витализма отнюдь не означает обязательства отрицания направленной Эволюции, которая, согласно предложенной выше трактовке, существует на самом деле, но проявляется медленно и лишь при стабилизации условий среды. Именно эти соображения позволяют осветить путь, приведший к появлению разумного организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вильямс В. Р. Почвоведение. 4-е изд., М., 1939.
2. Воронцов Н. Н. Теория Эволюции. Истоки, постулаты и проблемы Биология. М., 1984.
3. Воинцев К. К. Зоол. ж., 50, 2, 165—172, 1971.
4. Криштофович А. И. Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. 2, 21—86, 1946.
5. Ли У. Введение в популяционную генетику. М., 1978.
6. Медникова Б. М. Ж. Общ. биол., 46, 4, 462—470, 1985.
7. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
8. Тахтаджян А. Л. Высшие растения. I. М.—Л., 1956.
9. Яблоков-Хизорян С. М. Бюлл. Моск. Об-ва испыт. природы, отд. биол., 68, 5, 1435—1445, 1963.
10. Яблоков-Хизорян С. М. Зоол. ж., 42, 10, 1435—1445, 1963.
11. Яблоков-Хизорян С. М. Ж. Общ. биол., 33, 6, 725—733, 1972.
12. Яблоков-Хизорян С. М. Проблемы Эволюции, 2, 154, 169, 1972.
13. Яблоков-Хизорян С. М. Макроэволюция (Мат-лы конф. по проблемам Эволюции). Тезисы, 172—173, М., 1984.
14. Andrewartha H. G. & Birch L. C. The distribution and abundance of animals, Univ. Chicago Press, Ill., 1954.
15. Arnold S. J., Wade M. J. Evolution, 38, 4, 709—719, 1984.
16. Banks G. J. Proc. Ent. Soc. Lond., A, 31, 56—60, 1956.
17. Bishop G. W. Ann. Ent. Soc. America, 52, 6, 657—665, 1959.
18. Cannon W. B. The Wisdom of the body. Rev. and enlarg. ed., N.—Y., 1939.
19. Dixon A. F. G. J. anim. Ecology, 28, 2, 259—281, 1959.
20. Dobzhanski Th. Science, 127, 1091—1098, 1959.
21. Dunbar M. S. The Amer. Naturalist, 94, 875, 129—136, 1960.
22. Elton Ch. S. Animal Ecology, MacMillan, N.—Y., 1927.
23. Francé R. H. Das Edaphon, Deutsche mikrobiol. Ges., Arb. Biol. Inst., 2, München, 1913.
24. Gessner F., Schweiz. Z. f. Hydrologie, 11, 378—410, 1949.
25. Goodwin B. C., Hilder N., Wylie C. C. Development and Evolution, Cambridge Univ. Press, 1983.
26. Howard L. A. & Froese W. F. Bull. U. S. Bureau Ent., 91, 16, 1911. ;
27. Krebs Ch. J., Gaines M. S., Keller B. L., Myers J. H., Tamarin R. H. Science, 179 (4068), 35—41, 1973.
28. Lamotte M. & Bourlière F. Problemes d'Ecologie, Ecosystemes terrestres, Masson, Paris, 1978.
29. Lefkoytch L. P. & Milne R. H. Bull. ent. Res., 51, 1, 107—112, 1963.
30. Lerner I. M. Genetic Homeostasis. Oliver & Boyd, Edinburg, 1954.
31. Lindeman R. L. Amer. Midland Naturalist, 25, 101—112, 1911.
32. Lindeman R. L. Ecology, 23, 4, 398—418, 1942.
33. MacArthur R. H. Ecology, 36, 3, 533—536, 1955.
34. MacArthur R. H. Biol. Revue, 40, 410—539, 1965.
35. MacArthur R. H. & Connell J. The Biology of Populations. J. Wile a. Sons, N.—Y., 1966.
36. MacArthur R. H. & Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography, Princeton Univ. Press, 1967.

37. May R. M. Stability and complexity in Model Ecosystems. Princeton Univ. Press. 1967.
38. May R. M. & Anderson R. Proc. R. Soc. Lond., B, 219, 281—313, 1983.
39. Maynard-Smith J. Amer. Naturalist, 110, 325—330, 1976.
40. Nicholson A. J. Nature, 173, 962—863, 1954.
41. Odum H. T. & Pielou E. C. Amer. Scientist, 43, 331—343, 1955.
42. Plamenet D. Amer. Naturalist, 95, 65—79, 1961.
43. Plamenet D. Science, 159, 1432—1437, 1968.
44. Rosenzweig M. L. Evolution, 27, 84—94, 1973.
45. Rosenzweig M. L. Quart. Rev. Biol., 52, 371—380, 1977.
46. Russel E. J. The world of the soil, London, 1957.
47. Schaffer W. M. & Rosenzweig M. L. Theoret. Pop. Biol., 14, 135—157, 1978.
48. Soil Zoology. Proc. Univ. Nottingham Sec. Easter school in agr. sci. DK Mc. E. Kevan ed., Lond. Butherworths, 1955.
49. Stenseth N. C. Oikos, 33, 196—227, 1979.
50. Stenseth N. C. & Maynard Smith J. Evolution, 38, 4, 870—899, 1984.
51. Van Valen L. Evol. Theory, 1, 1—30, 1973.
52. Van Valen L. Evol. Theory, 1, 179—229, 1976.
53. Watt K. E. F. Ecol. Monographs, 25, 269—290, 1955.
54. Williams G. C. Adaptation and natural Selection. Princeton Univ. Press, 1966.
55. Williams G. C. Sex and Evolution. Princeton Univ. Press, 1975.
56. Williamson P. G. Nature, 294, 214—215, 1981.
57. Wright S. & Dobzhanski Th. Genetics, 31, 125—156, 1946.
58. Wynne-Edwards V. C. Animal dispersion in relation to social behavior. Hafner, N.—Y., 1962.
59. Wynne-Edwards V. C. Science, 147, 1543—1543, 1963.
60. ZoBell C. E. Marine Microbiology, Waltham Mass., 1946.

Поступило 29.X 1985 г.

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ СЛЕПНЕЙ (*DIPTERA, TABANIDAE*)

А. Е. ТЕРТЕРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Рассматривается происхождение *Tabanidae*, высказывается точка зрения, согласно которой личинки древних слепней первоначально обитали в полуводных средах, затем перешли в новые экологические ниши—сухолужные (вдали от воды) и в текучие водоемы. Этот переход привел к возникновению в процессе эволюции у реофильных и эдафобионтных слепней новых приспособительных особенностей в их экологии и внешней морфологии. Кровососание у них, вероятно, обусловлено контактом с животными на «открытых пространствах». На современном этапе для слепней характерны растительность и гематофагия.

Անոտացիոն — Քննարկված է *Tabanidae* ծագումը, աստղարկված է կտրված այն մասին, որ Պալեոարի մագրի թրթուրները սկզբնական շրջանում ապրել են կիսաջրային միջավայրում, իսկ նեոպալեոարի անցել են ետր էկոլոգիական որսնախորշեր՝ ցամաք (ջրից հեռու) և հոսող ջրեր: Էդաֆորիտես և ռեոֆիլ մագրի էկոլոգիայում այդ անցումը հանգեցրել է էկոլոգիական և արտաքին մորֆոլոգիական նոր նարմարդական հատկանիշների առաջացմանը: Մագրի արյուն ծծելու

րնդունակութեանը, ըստ նրանց թիւի, առաջացել է սրաց տարածութեան ներքին կենդանակերի հետ նրանց ունեցած կապի շնորհիվ: Ներկայումս մագերի համար հատկանշական է բուսակերութեանը և հեմատոֆագիան:

Abstract — The origin of the *Tabanidae* has been considered and the point of view has been put forward that the ancient larvae of horse-flies originally inhabited semiaquatic surroundings, later they moved to new ecological niches, to land (far from water) and flowing streams. This transition resulted in the rise in the evolution of theophil and edaphobiont horse-flies of new adaptable peculiarities in their ecology and outward morphology. Blood-sucking in horse-flies has probably come into being in "open spaces" because of their contacts with animals. Today plant-eating and hematophagy are peculiar to horse-flies.

Ключевые слова: слепни, эволюция.

Различные группы водных (полуводных) и наземных двукрылых уже сформировались к верхнему мезозою. В палеогене и позже эволюционируют слепнеобразные двукрылые, отличающиеся большим разнообразием [10, 11]. К ним относятся *Rhagionidae*, *Stratiomyiidae*, *Tabanidae* и др. В водной или полуводной средах отмечаются личинки стратиомид, табанид и др. Появление палеогеновых водных растений, погруженных в воду (рдесты, болотницы, урути и др.), создает благоприятные ниши для откладки яиц водными и гемнидробионтными слепнями.

Палеогеновые слепни, на ранних стадиях становления, вероятно, имели узкий диапазон экологических условий. Мы полагаем, что личинки древних групп слепней первоначально жили в полуводных средах (в наносах, иле, увлажненных почвах) [14, 37], как и большинство короткоусых прямошовных двукрылых [14], а затем только постепенно стали вторично осваивать водную, сухолутную и другие экологические ниши. Как известно, большинство рецентных групп *Tabanidae* адаптированы к жизни в почвенной или полуводной средах. Это обстоятельство дает нам основание предположить, что исходные формы слепней также проживали в сходной среде. Известно, что среди слепней имеются и гидробионты, их немного (часть *Chrysops* и *Tabanus*, *Heptatoma*). Они свободно плавают в толще воды, их личинки младших и старших возрастов нередко обнаруживаются в прибрежной полужидкой среде, в иле или на дне водоема. Многие представители рецентных палеарктических *Pangoniinae* также обитают в полуводных средах, и лишь некоторые из них остались жить в крайних экологических нишах (псаммофилы) [40].

Эволюция экологического облика слепней в течение кайнозоя, вероятно, шла в направлении освоения новых местообитаний и приспособлений к условиям водно-наземной среды. Вместе с тем в становлении семейства *Tabanidae* исключительную роль сыграла адаптация к кровососанию, что позволило слепням приобрести ряд прогрессивных черт в их историческом развитии.

Слепни широко распространились по земному шару, заселив разнообразные ниши. В холодных регионах Палеарктики, примерно до 50° северной широты (север Европы, Европейская часть СССР, Сибирь,

Дальний Восток) местообитания личинок слепней связаны с крупными равнинными водоемами—реками и речками, мезотрофными и эвтрофными болотами, заболоченностями, озерами, старицами, мелкими и крупными ручьями, открытыми пастбищами. Южнее, в лесной и лесостепной полосе заметно расширяется круг биотопов, молодые фазы занимают в основном прибрежные полосы водоемов, увеличивается и количество гидробионтов. Средиземноморские горные элементы занимают в основном станции в поймах крупных горных рек и их притоков, низинных текучих водоемах, плавнях и др. Наряду с ними, появляется комплекс горных педореобионтов, свойственных текучим водоемам Кавказа, Средней Азии и других горных регионов. Наиболее примечательны комплексы типичных эдафобионтов, развивающихся вдали от воды. В пустынных и степных ландшафтах Средней Азии и отчасти Кавказа, помимо речных и ручьевых биотопов, личинки слепней встречаются в поймах рек, в теплых болотах, озерах, образовавшихся дельтах рек, оазисах, тугаях. Личинки слепней умеренной зоны Палеарктики необычайно пластичны в отношении сроков развития. В северных широтах фаза личинки может длиться до 3—4 лет, при неблагоприятных климатических условиях она может затянуться до 5—7 лет, а на юге Палеарктики продолжительность ее 6,5—8 мес. [9, 24]. Личинки слепней средних и старших возрастов обнаруживают удивительную гетерогенность в своих физиологических особенностях: фаза личинки не диапаузирует, любое изменение режима питания и воспитания может нарушить нормальный ход развития. Вследствие этого искусственно удлиняются сроки развития личинок [15, 24].

В силу большой экологической пластичности облика гемигидробионтные и реофильные слепни приобрели в южных широтах ряд отличительных черт поведения в осенне-зимний период. В Армении, как и в других регионах, слепни зимуют в фазе личинки [1, 15, 16, 24, 29 и др.]. В южных широтах гемигидробионтные слепни прекращают окукление в конце сентября и постепенно начинают мигрировать в прибрежные участки, как и личинки северных широт [1, 16, 24, 27, 28]. В большинстве теплых низкорослых водоемов Армении с температурой воды 6—12° личинки гемигидробионтных слепней активно нападают на жертву; некоторые были замечены даже в устье раковины моллюсков, которыми питаются [25—28].

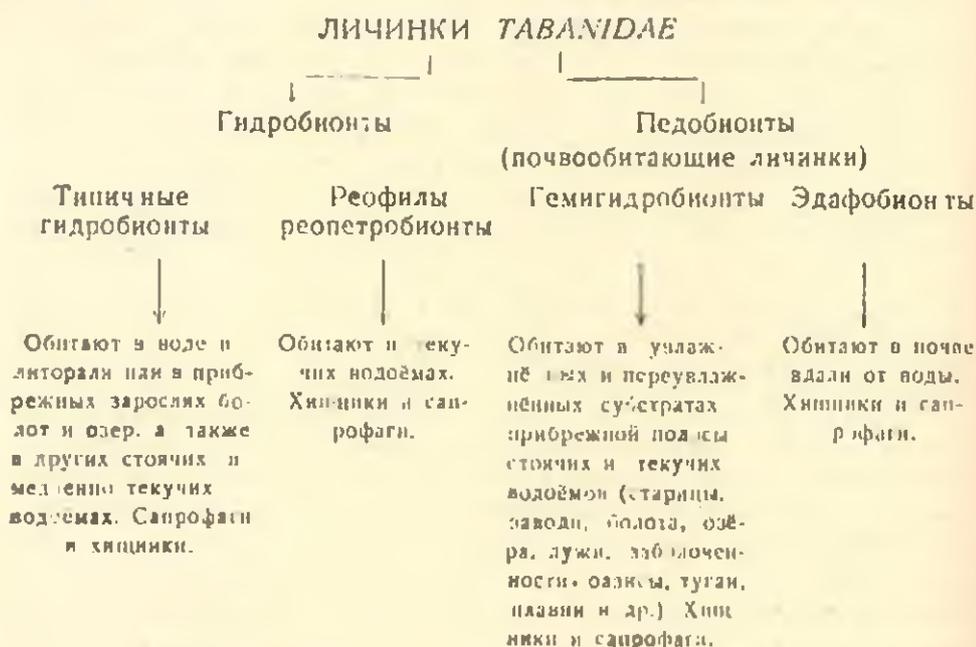
Жизненный цикл слепней неодинаков в разных географических регионах и полностью адаптирован к среде обитания. В северных широтах Палеарктики [15, 16] развитие от яйца до имаго длится от 1 до 3 лет и больше, на Дальнем Востоке (Приморье) до 6,5 лет. На наш взгляд, эти данные требуют проверки. Южнее (средняя полоса Европейской части СССР, Украина) продолжительность цикла равна 1—2 годам, у большинства средиземноморских видов развитие завершается в течение 1 года [1, 21, 22, 27]. В жарких и пустынных регионах (Узбекистан, Казахстан) развитие одного поколения ограничивается одним годом или менее этого [9, 20]. Циклы развития слепней имеют и другие интересные особенности. Многолетние циклы (2—4-годовые) дальне-

восточных видов характеризуются двойственным развитием: с разделением и без разделения поколений [24]. Однако эта экологическая особенность присуща не только восточно-азиатским видам, ею обладают и слепни южных широт [9, 27].

Одним из важнейших направлений эволюции эколого-морфологических особенностей сленней следует считать переход к обитанию в текучих водоемах и в наземной среде (в почве вдали от воды). Переход в текучие водоемы происходил, вероятно, в неогене в горных странах Средиземья, Nearктики, Центральной Америки, Африки и в других регионах в период горообразовательных процессов [25].

Расселение по сухопутным нишам вызвало новый скачок в эволюции сленней. Существенно изменился габитус почвенных личинок (форма тела, размеры ложноножек на брюшных сегментах, степень развития хетондных полей, строение анального сегмента и др.) [1, 25, 30, 33, 38]. Вероятно, уменьшился природный пресс из-за снижения круга паразитов и хищников, свойственных гемигидробиионтиям и реофильным сленням. В Армении эдафобионтные сленни расселились по безводным участкам лесного и степного поясов и ксерофильным участкам предгорий долины Аракса. Их численность, в частности взрослых насекомых, в пределах Закавказья очень велика.

Сопоставляя многочисленные данные отечественных исследователей, касающиеся экологического облика сленней, мы принимаем (преимущественно для территории Палеарктики) следующие группировки местообитаний преимагинальных фаз, исходя из предложений Скуфьи-на [21], Лутты [15], Андреевой [1], Тертеряна [25, 27] (рис.).



Экологические группы личинок сленней Палеарктики.

Прогрессивные адаптации к кровососанию определили в основном эволюцию *Tabanidae* среди слепнеобразных двукрылых. По Олсуфьеву

[17]. слепни появились в мезозое, как кровососы рептилий. Фэрчайльд [34] полагает, что семейство слепней существует с триаса, а Маккерас [36] отодвигает время его возникновения к началу мезозоя. Таким образом, возникновение кровососания, по этим авторам, приходится на период между триасом и мезозоем. Однако нет никаких данных (ни палеонтологических, ни других), свидетельствующих о таком раннем появлении сленней. Первоначальный этап становления сем. *Tabanidae* следует отнести к началу кайнозойского периода [12, 13]. Возможно, на отдельных островных архипелагах палеогеновой суши уже отмечалось асывление предковых форм сленней. На первых порах у кровососущих двукрылых (сленней, мошек, комаров и др.) питание жидкими выделениями растительного и животного происхождения (слизь, пот и др.), вероятно, отвечало их жизненным потребностям, поскольку они были равноценны и близки по набору аминокислот и их калорийности (гистидин, аргинин, глицин и др.) [2]. Гематофагия у предковых форм сленней могла, по-видимому, возникнуть на почве тесного контакта их с животными на открытых пространствах, «пастбищах» [3, 4]. Непосредственный контакт с животными был, вероятно, вызван какими-то обонятельными и пищевыми стимуляторами (хеморецепторами), которые находились на разных частях ротового аппарата самки сленни. Эти стимулы, по-видимому, в наибольшей степени соответствовали пищевым реакциям сленней и их физиологическим потребностям. На палеогеновых ландшафтах были уже распространены разные млекопитающие животные (предки парнокопытных и непарнокопытных, предки лошадей, хищные креодонты и др.)

Однако взгляды на возникновение кровососания у кровососущих двукрылых разноречивы. У *Simuliidae* неходным способом питания была нектарофагия [19], кровососание у них возникло вторично, в связи с недостаточностью питания личинок, необходимого для развития яичников у самок мошек. По мнению других исследователей [4, 18, 32], у низших кровососущих двукрылых, с примитивным набором частей ротового аппарата, кровососание возникло на почве энтомофагии (хищничества). Глухова [5, 6] высказывает предположение, согласно которому у низших двукрылых (в том числе и у мокрецов и сленней) кровососание произошло непосредственно от мекоптероидных предков двукрылых-сапрофагов. Эта гипотеза правомерна для семейства *Ceratopogonidae*, поскольку, как известно, сапрофагия свойственна большей частью длинноусым двукрылым [14]. У цератопогонид отмечаются широкие адаптивные изменения в морфологии ротового аппарата, вызванные различными спектрами пищевых взаимоотношений (сапрофагия, хищничество, энтомофагия, паразитизм, кровососание). У некоторых предковых форм сленней, возможно, и был развит ротовой аппарат грызущего типа, однако он не сыграл роли в эволюции сленней, так как оказался дополнительной, сленной ветвью среди сленнеобразных двукрылых. Наиболее прогрессивным оказался режуще-лижуще-сосущий тип, который больше соответствовал исконно сложившимся пищевым связям (миксофагия, нектарофагия, гематофагия). Литофилия

нызывала большие трансформации в морфологии клипео-лабральной части головы у предков слепней. Древние представители *Tabanidae*, по-видимому, обладали как короткими, так и относительно длинными хоботками. У ископаемых меловых короткоусых двукрылых хоботок был небольшим [12, 13, 18], как у рецентных пангионидных слепней *Scionini*. Это дает нам право предположить, что на заре возникновения *Tabanidae* (палеоген и позднее), наряду с короткохоботными слепнями, были группы, которые обладали сравнительно длинными хоботками. Слепни с короткими хоботками получали жидкую пищу с неглубоких поверхностей (нектарников), а также с разлагающихся продуктов животного или растительного происхождения; длиннохоботные проникали в глубоколежащие нектарники цветов для получения углеводной пищи.

Наряду с этим, у примитивных неотропических, неарктических и палеарктических *Pangoniinae*, *Chrysopsini* заметно развилась клипео-лабральная часть в связи с приспособлением к нектарофагии и гематофагии. Возможно, наряду с нектаром древние насекомые питались также пыльцой растений [7, 8]. В этой связи нельзя не привести сообщение Уильсона и Лью [40] о том, что в кишечнике слепней они обнаружили многочисленные пыльцевые зерна дуба. Это позволяет предположить, что и в прошлые геологические эпохи слепни, как и другие насекомые, были способны принимать наряду с жидкой и твердую пищу.

У слепнеобразных двукрылых (*Tabanoidea*) отмечаются редкие примеры экологической специализации к кровососанию внутри сем. *Rhagionidae*. Большинство видов рагионид питаются, как хищники и нектарофаги, но из Палеарктики, Неарктики, Южной Америки и Австралии известны роды, перешедшие к кровососанию (*Suragina*, *Symphoromyia*, *Dasyomma*, *Spanitops*).

В дальнейшем, по мере усиления потребности в получении более питательной белковой пищи (крови), у разных систематических групп *Tabanidae* постепенно [2, 22, 23] развивались колюще-режущие стилеты (мандибулы и максиллы) и формировалась морфология тех частей ротового аппарата (надглоточника, подглоточника и слюнных протоков), которые связаны с приемом жидкой пищи (крови, углеводной пищи, воды).

У слепней отмечается большая избирательность к своим прокормителям. Одни нападают на теплокровных животных, другие на рептилий. Среди примитивных пангионид многие являются кровососами [31, 35].

В то же время в эволюции слепней, как и других групп кровососущих двукрылых (мошек, мокрецов), отмечаются отдельные филогенетические ветви, у которых так и не проявилась способность к кровососанию [5]. По-видимому, некоторые примитивные и продвинутые группы слепней остались на ископном уровне жизненных отправлениях — зоофилии. Это замечательно подтверждается на примере из сем. *Rhagionidae*. Совсем недавно появилось сообщение Хвалы [31] о том, что один вид из рагионид — *Suragina*, широко распространенный в Палеарктике, является кровососом человека и животных в Средней Азии, и то время как самки европейской популяции этого вида не кровососы, так как у них ротовые органы недоразвиты. Такие же примеры мож-

мо привести из сем. *Tabanidae*. У ряда рецентных примитивных групп сционии (неотронический *Scepsis* и эфиопский *Adersia*), самки которых имеют слабо развитые, короткие хоботки и нижнечелюстные шупальца — не способны к кровососанию [36]. Такой же тип питания сохранили самки палеарктических сленней *Nanorhynchus* [17]. *Thaumastocera* и др., у которых отмечается атрофия мандибул и редукция кардо.

Таким образом, в становлении семейства *Tabanidae* главенствующую роль сыграли следующие особенности их биологии и экологии: а) у взрослых насекомых как свободноживущих кровососов (2) двойственное питание (нектарофагия и кровососание); б) освоение широкого круга стоячих водоемов; в) переход для развития в текучие водоемы и сухопутные ниши (вдали от воды).

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Андреева Р. В. Экология личинок сленней и их паразитов. Киев, 171, 1984.
2. Балашов Ю. С. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными, 319, Л., 1982.
3. Беклемишев В. Н. Мед. паразитол., 2, 151—160, 1951. 3, 233—241, 1951.
4. Беклемишев В. Н. Мед. паразитол., 5, 562—566, 1957.
5. Глухова В. М. В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. 15—19, 1977.
6. Глухова В. М. В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. 8—10, Л., 1979.
7. Гриффелд Э. К. В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. 56—57, Л., 1980.
8. Зайцев В. Ф. Автореф. докт. дисс., 46, Л., 1984.
9. Кадырова М. К. Сленни Узбекистана. 228, Ташкент, 1975.
10. Калугина Н. С. В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. 224—240, Л., 1979.
11. Калугина Н. С. В кн.: Историческое развитие класса насекомых. 224—240, М., 1980.
12. Ковалев В. Г. В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. 35—37, Л., 1979.
13. Ковалев В. Г. В кн.: Фауногенез и филогенез. 138—153, М., 1984.
14. Кривошанин Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. 291, М., 1969.
15. Лутта А. С. Сленни (*Diptera, Tabanidae*) Карелии. 303, Л., 1970.
16. Лутта А. С., Быкова Х. И. Сленни (*Tabanidae*) европейского сектора СССР, 181, Л., 1982.
17. Олсуфьев Н. Г. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. 7. 2. Сленни (сем. *Tabanidae*), 436, Л., 1977.
18. Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. 311, М., 1961.
19. Рубцов Н. А. В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. 89—92, Л., 1977.
20. Рустамбекова Г. Б. Тр. Ин-та зоол. АН Казах.ССР, 22, 203—204, 1961.
21. Скуфьин К. В. В кн.: Проблемы паразитологии. Тр. II. Нац. конф. паразитол., 262—265, Киев, 1956.
22. Скуфьин К. В. Паразитология, 11, 2, 97—104, 1968.
23. Скуфьин К. В., Суворова О. С. В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. 93—96, Л., 1977.
24. Соболева Р. Г. Биология сленней Приморского края. 198, М., 1977.
25. Тертерян А. Е. Биолог. ж. Армении, 36, 6, 499—506, 1983.
26. Тертерян А. Е., Оганесян В. С. Биолог. ж. Армении, 37, 4, 315—347, 1984.
27. Тертерян А. Е., Оганесян В. С. Этомол. обозрение, 63, 4, 700—708, 1984.

28. Трухан М. Н., Пахолкина Н. В. В кн.: Кровососущие двукрылые насекомых Белоруссии, 90—133. Минск, 1984.
29. Burger J. F. American entomol. Soc., 103, 145—258, 1977.
30. Chvala M. Acta entomol. bohemosl., 80, 6, 423—436, 1983.
31. Downes J. A. In.: Ecology and physiology of parasites, 232—258, Toronto, 1970.
32. English K. M., Mackerras J. M. and A. J. Dyce. Proc. Linn. Soc. N. S. W., 82, 289—296, 1957.
33. Fairchild G. R. Bull. Entomol. Soc. America, 15, 1, 7—11, 1969.
34. Goodier R. Ent. Mon. Mag., Ser., 4, 24, 288—286, 1963.
35. Mackerras J. M. Australian Journal of Zoology, 2, 3, 431—454, 1951.
36. Martini E. Zool. Anz., 231—262, 1931.
37. Middelkauf W. W., Lane R. S. Bull. Calif. Insect surv., 22, 99, 1980.
38. Phillip C. Pan.—Pacific. Entomol., 64, 4, 265—266, 1984.
39. Tertarian A. E. In. "Myia", A publication on Diptera, 3, 485—514, 1985.
40. Wilson B. H., Lleux M. Ann. Entomol. Soc. America, 65, 1264—1266, 1972.

Поступило 12.V 1986 г.

БЕЗДИАПАУЗНОЕ РАЗВИТИЕ ЯИЦ И РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ САМОК АРАРАТСКОЙ КОШЕНИЛИ (*НОМОПТЕРА, СОССИНЕА*) ПО ЭТОМУ ПРИЗНАКУ

Р. И. САРКИСОВ

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Ключевые слова: араратская кошениль, диапауза.

Араратская кошениль является моновольтинным насекомым, проходящим в природе диапаузу в фазе яиц, которые откладываются самками в сентябре—октябре, а отрождение из них бродяжек происходит в конце апреля—начале мая [3, 4, 6]. Однако, по данным Кузина [1] и нашим наблюдениям [5], в лабораторных условиях часть бродяжек отрождается без холодового воздействия, в декабре—феврале, а не весной, как это имеет место в природе.

В продолжение прежних исследований гетерогенности самок [2, 4] была предпринята попытка выявить возможные взаимосвязи между сроками их выхода на поверхность почвы и разнокачественностью откладываемых яиц по указанному признаку.

Материал и методика. Самки араратской кошенили собрана (1981 г.) в поле во время их выхода на поверхность почвы для кларивания в три периода [4]: начальном (7/IX), при массовом выходе (21/IX) и в конечном периоде (3/X). В лаборатории собранных самок спаривали с самцами соответствующих периодов выхода. Полученные кладки хранили в чашках Петри при температуре 21—24° и относительной влажности 70—80%. Контролем служили кладки, прошедшие диапаузу в естественных условиях, собранные во второй декаде апреля и хранившиеся в лаборатории в идентичных условиях. Все кладки ежедневно просматривали и регистрировали дату и число отродившихся бродяжек.

Результаты и обсуждение. Как показали результаты проведенных исследований (табл.), инкубационный период вплоть до появления первых бродяжек тем продолжительнее, чем раньше собраны в поле самки.

Отрождение бродяжек в опытных кладках наблюдается в январе—феврале и значительно растянуто, оно в 3—4 раза длительнее, чем в контрольной группе. Бездиапаузное развитие происходит почти во всех кладках (82,7—100,0%), однако процент таких яиц в них в значительной степени зависит от сроков сбора самок. Наименьший процент отрождения (15,1) наблюдается в кладках самок, собранных в поле в начальный период выхода, значительно выше он в кладках самок, собранных в период массового выхода (45,9%), и наибольший в кладках самок конечного периода сбора (56,2%). В контроле этот показатель составляет 92,2%. Статистическая обработка полученных данных показала достоверность выявленных различий. Достоверность этих по-

казателей при сравнении первой группы самок со второй составляла $P > 0,001$, I с II— $P > 0,001$ и II с III— $P < 0,02$.

Таким образом, у араратской кошенили часть яиц в кладках может развиваться без прохождения диапаузы, и для них не существенно воздействие пониженных температур в эмбриогенезе. Таких яиц в кладках тем больше, чем позднее собраны самки в поле. По получен-

Отрождение бродяжек из яиц, развивающихся в лабораторных условиях, в зависимости от сроков сбора самок в поле

Группа самок	Сроки сбора самок	Количество кладок	Длительность инкубации яиц, дни	Длительность отрождения бродяжек, д	Число кладок с отрожденными бродяжками	% выхода бродяжек	
						$\bar{x} \pm \sigma$	Lim
I	Начальный период (7.IX)	43	151.0	29.6	82.7	15.1 ± 2.2	1.1—63.9
II	Период массового выхода (21.IX)	56	130.5	41.8	100.0	45.9 ± 2.9	4.4—83.6
III	Конечный период (3.X)	54	122.9	31.1	98.2	57.2 ± 3.3	1.5—93.5
	Контроль	29	18.6	11.7	100.0	92.2 ± 0.9	80.4—98.0

ным ранее данным, самки, собранные в начальный период, имеют большую среднюю массу и откладывают наиболее крупные яйца. В период массового выхода эти показатели снижаются. Самки конечного периода характеризуются наименьшей средней массой и наименьшей величиной отложенных яиц [2, 4]. Сравнивая эти сведения с полученными нами данными, можно заключить, что для крупных яиц, отложенных самками начального периода выхода, в наибольшей степени характерна облигатная диапауза. С уменьшением массы самок и величины отложенных ими яиц увеличивается число яиц, способных к бездиапаузному развитию.

Полученные данные представляют определенный интерес в плане создания поливольтинных форм араратской кошенили, что может иметь большое значение при разработке методов непрерывного разведения ее в искусственных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кулин Б. С. Бюлл. НИИ зоологии МГУ, 1, 21—24, 1933.
2. Мкртчян Л. П., Саркисян С. М., Саркисов Р. Н. Биолог. ж. Армении, 31, 9, 921—926, 1978.
3. Саркисов Р. Н. Биолог. ж. Армении, 37, 11, 916—925, 1984.
4. Саркисов Р. Н., Севумян А. А., Мкртчян Л. П. Биолог. ж. Армении, 27, 2, 95—98, 1974.
5. Саркисов Р. Н., Тер-Григорян М. А., Севумян А. А., Саркисян С. М., Мкртчян Л. П., Галфаян Х. К. Тез. докл. II совещ. об охране насекомых, 76—82, Ереван, 1975.
6. Тер-Григорян М. А. Энт. мол. обзор, 55, 2, 300—307, 1976.

Поступило 16.V 1986 г.

НЕОБЫЧНОЕ ГНЕЗДОВАНИЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ПУСТЕЛЬГИ

М. С. АДАМЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Ключевые слова: пустельга, гнездование, яйца, пластичность поведения.

В Армении обыкновенная пустельга широко распространенная, оседлая (частично перелетная) птица. Из литературы [1—4] известно, что обыкновенная пустельга гнездится по-разному.

Во время экспедиции в Цахкаовитский район, расположенный на северных отрогах горы Арагац на высоте около 2000 м над ур. м 2 июня 1982 г. на балконе верхнего этажа жилого дома нами было обнаружено гнездо пустельги. Путем опроса было установлено, что двери, ведущие на балкон, в течение всего осенне-зимнего сезона были закрыты и пустельга появилась на балконе в начале мая.

На захламленном балконе птицы загнездились в старом картонном ящике, в котором были обнаружены кусочки асбестового шифера и комки высохшего птичьего помета (рис.). В гнездо было отложено 3 яйца.



Подстилка как таковая отсутствовала, стенки гнезда составляли кусочки шифера. Появление человека возле окна, выходящего из балкона, у насиживающей самки не вызывало никаких признаков беспокойства. Она без тревоги насиживала кладку даже в случае открывания дверей балкона. Птица оставляла гнездо только в случае приближения человека на расстоянии 30—40 см. При этом признаки беспокойства прояв-

лял только самец, который с криком подлетал к балкону и сразу же отлетал, продолжая издавать тревожные крики.

За время фотографирования, которое длилось 2—3 ч, самец пустельги неоднократно приносил корм пасиживающей самке (2 раза прилетал с полевкой и 3 раза с ящерицей), однако не решался ее выкормить.

Яйца пустельги розовато-гнелетого цвета, покрыты густыми темно-коричневыми пятнами, наибольшее скопление которых отмечается либо на тупом, либо на остром полюсе их.

28-го июня кладка пустельги была изъята нами из-за растрескивания всех яиц в результате соприкосновения с обломками шифера при их переворачивании пасиживающей самкой. После этого птицы покинули гнездо.

Примечательно, что окрестности Цахкаовита характеризуются открытым горноветсным ландшафтом с обширными посевными площадями без наличия посадок и скальных образований. Гнездование обыкновенной пустельги на балконе жилого дома можно рассматривать как проявление хорошо известного феномена гнездовой пластичности, связанной в данном случае с наличием обильного корма в виде мелких позвоночных животных. Каменный дом, вероятно, был принят птицами за естественное скальное образование.

ЛИТЕРАТУРА

1. Даль С. К. Животный мир Армянской ССР. Ереван, 1954.
2. Дементьев Птицы Советского Союза. М., I, М., 1951.
3. Лядстер А. Ф., Соснин Г. В. Мат-лы по орнитофауне Армянской ССР. Ереван, 1942.
4. Флинт В. В., Бёже Р. Л., Костин Ю. В., Кузнецов А. А. Птицы СССР. М., 1968.

Поступило 13.V 1986 г

Биолог. ж. Армения, т. 39. № 8. с. 716—718. 1986

УДК 632.7

ЗАВИСИМОСТЬ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ И ПЛОДОВИТОСТИ БАБОЧЕК ЯБЛОННОЙ ПЛОДОЖОРКИ ОТ СРОКОВ ИХ ЛЕТА

А. А. АЗИЗЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, г. Ереван

Ключевые слова: яблонная плодожорка, диапауза, половая активность, плодовитость.

При проведении генетической борьбы с яблонной плодожоркой методом интродукции наследственно-дефективного материала в природу на стадии диапаузирующих гусениц [5] большое значение приобретает знание биологических особенностей развития данного вида в зоне его обитания.

Показано [3], что лет бабочек постдиапаузного поколения в Араратской долине начинается в конце апреля и длится полтора месяца,

что в генетическом аспекте можно рассматривать как свидетельство разнообразия природной популяции, которая может быть вызвана также разными экологическими условиями прохождения преимагинальных фаз развития насекомого [1, 2, 6-11].

Цель настоящего исследования состояла в выяснении влияния сроков вылета бабочек яблонной плодожорки постдиапаузного поколения и соответственно продолжительности диапаузирования и реактивации на их репродуктивную функцию и половую активность.

Материал и методика. Диапаузирующих гусениц собирали с июня по октябрь 1982 года с помощью ловчих поясов в яблоневом саду колхоза «Нор-кянк» Араратского р-на. Собранный материал был сохранен в природных условиях для прохождения диапаузы и реактивации. Ранней весной ловчие пояса с гусеницами были переисены в сетчатые садки для отлова вылетающих бабочек.

Спаривание бабочек и учет динамики их лета проводили ежедневно. После откладки яиц и гибели бабочек все кладки анализировали, подсчитывая общее количество яиц и число вышедших гусениц. Процент спариваний определяли по наличию сперматофор у самок.

Результаты и обсуждение. Результаты опыта показали, что половая активность бабочек при спаривании обусловлена сроками их вылета. Наибольшей активностью обладают бабочки, вылетевшие в ранние (с 20 по 30 мая) и последующие сроки (по 20 июня) — 30%, затем наблюдается резкое снижение активности, которая к первым числам июля падает до 8%.

Аналогичная закономерность наблюдается и в отношении плодовитости бабочек. Все показатели (число самок, отложивших яйца, среднее число яиц на одну кладку и процент выхода гусениц) после 20 июня снижаются.

Плодовитость бабочек постдиапаузного поколения в зависимости от сроков вылета

Сроки вылета бабочек	Число посаженных пар, шт.	Число оплодотворенных кладок, %	Среднее число яиц на 1 кладку	% выхода гусениц
С 20 по 30 мая	92	23.0	75.2±13.7	74.7±4.3
С 1 по 10 июня	236	15.0	76.2±5.1	79.0±0.7
С 11 по 20 июня	184	20.0	80.5±10.6	74.5±3.7
С 21 по 30 июня	58	14.5	60.0±8.5	60.5±4.1
С 1 по 10 июля	12	—	—	—

На основании изложенных данных можно прийти к выводу, что постдиапаузное поколение бабочек неравноценно по своим репродуктивным способностям, которые снижаются с удлинением срока диапаузы. Это необходимо учитывать при организации генетической борьбы с данным видом. При получении наследственно-дефектного материала для выпуска в сад на стадии диапаузирующих гусениц необходимо учитывать время их производства.

Поскольку существует зависимость между сроками подготовки наследственно-дефективного материала и сроками вылета бабочек [4],

постолюку возможен расчет с тем, чтобы сроки максимального выхода дефективных бабочек, вносимых в сад, совпадали с максимумом половой активности природных особей постдианапаузного поколения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Данилевский А. С., Шельдешева Г. Г. Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей, 80—100, Л., 1968.
2. Златанова А. А. Защита плодовых культур от вредителей. 19—29, Алма-Ата, 1978.
3. Манукян К. Г. и др. Биолог. ж. Армении, 34, 7, 688—692, 1981.
4. Саркисян С. М., Азизян А. А. Зоолог. сб., 19, Ереван, 1983.
5. Саркисян С. М., Сантунян Г. Г. Защита растений, 1, 28, 1982.
6. Шельдешева Г. Г. Докл. АН СССР, 147, 2, 480—484, 1962.
7. Cambaro I. P. Arch. Zool. Ital., 42, 1957.
8. Diceson R. C. App. Ent. Soc. Amer., 42, 4, 1949.
9. Geler P. W. Austr. J. Zool., 11, 3, 1963.
10. Geoffrion R. Phytoma, 176, 1966.
11. Peterson D. J. Insect Physiol., 14, 519—528, 1967.

Поступило 13.VIII 1985 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 8, с. 718—720, 1986

УДК 616—008:613.2—099:547.5

ПОКАЗАТЕЛИ ЛИПИДНОГО ОБМЕНА ПРИ ТОКСИЧЕСКОМ ВОЗДЕЙСТВИИ 3,4-ДИХЛОРБУТЕНА-1 В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТРУКТУРЫ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА

О. А. АНТОНЯН

Ереванский государственный медицинский институт,
кафедра гигиены санитарно-гигиенического факультета

Ключевые слова. дихлорбутовая интоксикация, липидный обмен, пищевой рацион.

В настоящее время не вызывает сомнений, что в регулировании нарушений обменных процессов организма, в том числе и липидного обмена, при различных патологических состояниях и промышленных интоксикациях важная роль принадлежит такому мощному физиологическому фактору, как питание [1—5].

В настоящей работе представлены результаты изучения изменений в липидном обмене белых крыс в условиях токсического воздействия 3,4-дихлорбутена-1 в зависимости от структуры пищевого рациона.

Материал и методика. Исследования проводили на 38-ми белых крысах-самцах, которым ежедневно на протяжении 5 месяцев перорально вводили 200 мг/кг маслянистого раствора 3,4-дихлорбутена-1. Контрольную группу составили 10 интактных крыс. По истечении 3,5 месяца от начала затравки животных переводили на специальные разбалансированные пищевые рационы и содержали на них в течение 45 дней, продолжая подвергать затравке. Испытаны низкокалорийные пищевые рационы, условно названные: высокожировым рационом, в котором соотношение белков, жиров и углеводов соответственно составляло 18,45 и 37% по калорийности; высокобелковым (25, 26 и 49%) и низкобелковым (7, 26 и 67%). В стандартном рационе соотношение этих компонентов соответственно составляет 18, 26 и 56%. Содержание жиров повышали

Показатели липидного обмена у крыс при дихлорбутиеновой интоксикации в зависимости от структуры пищевого рациона

Группы	Показатели	Общие липиды,				Фосфолипиды				НЭЖК					
		СН		печень, мг/г		кровь, мг %		печень, мг/г %		кровь, мг %		печень, мкэкв/г		кровь, мкэкв/мл	
		М±m	n	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
Контроль	М±m n	43.7±2.7 10		438±24.4 10		84.4±5.3 10		5.1±0.3 10		15.3±0.74 7		0.86±0.03 7			
Затравка + стандартный рацион	М±m p ₁ n	57.5±3.0 <0.001 10	31.5	563±28.9 <0.01 10	28.5	92.4±6.1 >0.05 10	9.5	5.7±0.37 >0.05 10	11.8	21.8±1.1 <0.001 7	42.5	1.03±0.04 <0.01 9	19.8		
Затравка + низкобелковый рацион	М±m p ₁ p ₂ n	64.7±3.9 <0.001 >0.05 7	48.0	606±40.0 <0.001 >0.05 7	38.3	75.2±4.7 <0.001 <0.05 7	11.0	4.6±0.35 >0.05 =0.05 7	9.8	25.7±1.3 <0.001 <0.05 9	67.9	1.22±0.05 <0.001 <0.01 9	41.9		
Затравка + высокобелковый рацион	М±m p ₁ p ₂ n	53.7±3.0 <0.05 >0.05 7	22.8	512±36.5 >0.05 >0.05 7	16.8	104.2±4.5 <0.02 >0.05 7	23.4	6.3±0.4 <0.05 >0.05 7	23.5	19.4±1.0 <0.01 >0.05 7	26.8	0.97±0.04 >0.05 >0.05 9	12.7		
Затравка + высокожировой рацион	М±m p ₁ p ₂ n	73.1±4.4 <0.001 <0.02 7	67.2	1065±56 <0.001 <0.001 7	43.1	111.1±5.0 <0.01 <0.05 7	31.6	7.2±0.45 <0.001 <0.05 7	41.2	30.4±1.6 <0.001 <0.001 10	98.6	1.31±0.06 <0.001 <0.001 10	52.3		

добавлением ярла и истрафинированного подсолнечного масла, а белков—казеина и яичного белка.

По окончании эксперимента животных обезглазали под эфирным наркозом, изолировали печень и кровь, в которых определяли содержание общих липидов—по Блюру в модификации Брагдона [6], общих фосфолипидов—по липидному фосфору методом Сванборга и Свеннерхолма [8] и несатерифицированных жирных кислот (НЭЖК)—по Доле [7].

Результаты и обсуждение. Изучение интегральных показателей липидного обмена (табл.) показало, что введение дихлорбутена приводит к повышению общего содержания липидов в сыворотке крови на 28,5, фосфолипидов—на 11,8, НЭЖК—на 19,8%. Аналогичная картина, но более выраженная наблюдалась в печеночной ткани, что свидетельствует о подавлении процесса ассимиляции жира в организме. Как видно из данных табл., испытанные разбалансированные низкокалорийные пищевые рационы неодинаково влияют на показатели липидного обмена. Снижение в рационе доли белка привело к повышению содержания общих липидов и НЭЖК в сыворотке крови по сравнению со стандартным рационом на 7,6 и 18,4%, а в печени—на 12,5 и 17,9% соответственно. Содержание липидного фосфора в сыворотке крови и печени в среднем снизилось на 19%.

Увеличение доли жирового компонента усугубляет наблюдаемые сдвиги в липидном обмене, что проявляется в более выраженной гиперлипидемии и накоплении липидов в печени. В частности, содержание общих липидов в печени и сыворотке крови по сравнению со стандартным рационом возросло на 27,1 и 89,1%, фосфолипидов—на 20,2 и 26,3%, а НЭЖК—на 39,4 и 27,2% соответственно.

Содержание животных на высокобелковом рационе, наоборот, способствует снижению содержания НЭЖК и общих липидов в сыворотке крови и в печени на 6 и 11% и 9 и 7% соответственно и значительному приближению показателей к контрольному уровню. Уровень фосфолипидов в сыворотке крови при этом повысился на 10,5, а в печени на 12,8%. Хотя разница статистически незначительная, однако выявленная тенденция может быть расценена как положительное явление.

Таким образом, установленное благотворное влияние высокобелкового рациона может быть учтено и использовано при разработке рекомендаций по профилактическому питанию лиц, подвергающихся токсическому воздействию дихлорбутена в условиях производства.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бондарев Г. И., Виссарионова В. Я. Вопросы питания, 6, 6—9, 1980.
2. Бондарев Г. И., Стисенкова К. И., Виссарионова В. Я. Вопросы питания, 4, 55—58, 1976.
3. Лялков Б. Г. Вопросы питания, 2, 29—35, 1981.
4. Маркелова В. Ф., Залеская Ю. М. Вопросы питания, 1, 17—22, 1977.
5. Покровский А. А., Левачев М. М., Львович Н. А. Вопросы питания, 3, 12—17, 1977.
6. Bragdon J. J. Biol. Chem., 190, 2, 513, 1951.
7. Dole V. J. Clin. Invest., 35, 2, 150, 1956.
8. Svanborg A., Svennerholm L. Acta Med. Scand., 169, 1, 43, 1961.

Поступило 12. V 1985 г.

К ВОПРОСУ ОБ ЭКСЦИСТИРОВАНИИ *LAMBLIA INTESTINALIS*

Р. Ш. МАТЕВОСЯН

Ереванский государственный медицинский институт, кафедра биологии

Ключевые слова: лямблия, эксцистирование.

Процесс эксцистирования *Lambliа intestinalis* изучался как *in vivo*, так и *in vitro*. В последние годы метод эксцистирования *in vivo* не пользуется довольно широко для получения модели экспериментального лямблиоза [2—4]. Воспроизведение же этого процесса *in vitro* является более трудоемким и до настоящего времени, несмотря на многочисленность методов, не является общедоступным. Так, Шаранов и Соловьев [1], наблюдая эксцистирование при одном лишь нагревании взвеси цист в физиологическом растворе до 43—45°, пришли к выводу, что действие пищеварительных соков не является обязательным условием этого процесса у *L. intestinalis*.

В экспериментах же других исследователей [5] воспроизводились условия, в которых пребывают цисты, проходя через желудочно-кишечный тракт. Цисты сначала помещались в водный раствор HCl (рН от 0,5 до 2,0) при температуре 37°, после чего переносились в среду HS Р-3, в которой затем поддерживалась культура трофозонтов.

Каспрзак и Межевска [6] эксцистирование индуцировали HCl и раствором пепсина при рН 2,0 с последующей обработкой раствором трипсина при рН 8,0.

Задача настоящего исследования состояла в воспроизведении процесса эксцистирования с целью получения культуры *L. intestinalis*.

Материал и методика. Был проведено копрологическое исследование у 55 детей младшей и средней групп детского сада, 10 из которых оказались бессимптомными носителями. Цисты выделялись из фекалий путем флотации с 1 М сахарозой и хранились в дезгидратированной воде при 5° и 37° в течение 1—21 суток. Процесс эксцистирования воспроизводился по методу Райс и Шефер [7].

Инкубационная среда имела следующий состав (на 10 мл среды): 5 мл HCl (рН 2,0), 2,5 мл раствора Хэнкса, 29 мМ солянокислого L-цистеина, 67 мМ глутатиона и 2,5 мл 0,1 М бикарбоната натрия. В этой среде цисты инкубировались от 30 мин до 2 ч при температуре 37°, после чего центрифугировались и заливались 0,5%-ным раствором трипсина в жидкости Тироде, рН которой доводился бикарбонатом натрия до 8,0. В растворе трипсина цисты инкубировались от 15 до 90 мин. Затем они вновь центрифугировались и после ресуспендирования в свежей среде переносились на стекла с лунками, покрывались покровными стеклами, обмазанными по краям вазелином, и инкубировались в течение 1 ч при 37°.

Процент эксцистирования вычислялся по формуле [5]

$$\% \text{ эксцистирования} = \frac{\text{ТЕТ}_2 + \text{РЕТ}}{\text{ТЕТ}_2 + \text{РЕТ} + \text{ИС}} \times 100,$$

где ИС—интактные цисты, РЕТ—частично эксцистированные трофозонты, ТЕТ—полностью эксцистированные трофозонты.

Результаты и обсуждение. Результаты исследований показали, что частота экцистирования в первую очередь зависит от продолжительности и температуры хранения цист. Так, ни в одном из наших экспериментов хранение цист при 5° не приводило к экцистированию. При хранении их в течение 1 суток в условиях температуры 37° экцистирование наблюдалось в 30—40% случаев. Было отмечено также, что хранить цисты в термостате при 37° можно не более 3 суток, после чего они разрушаются.

На процессе экцистирования влияет также время пребывания цист в инкубационном растворе и затем в растворе трипсины. В наших экспериментах оптимальная продолжительность экспозиции в инкубационном растворе равнялась 2 ч, в растворе трипсина—1,5 ч. При таком ходе эксперимента в течение 30 мин из цист, наблюдаемых в микроскопической капле при увеличении в 300 раз, отмечался выход трофозонтов и последующее пассивное освобождение их от оболочки. Экцистирование приводило к образованию двух особей, однако чаще наблюдался выход единственной особи, тогда как вторая оставалась внутри оболочки. Трофозонты активно двигались в инкубационной среде. В среднем процент экцистирования в наших опытах равнялся 39.

Как видно из полученных данных, процент положительных результатов невелик, а сама техника экцистирования довольно капризна и требует дальнейшего совершенствования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шарипов М. Б., Соловьев М. М. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 4, 457, 1977.
2. Anand B. S., Kumar M., Chakravarti R. N., Sengal A. K., Chhuttari P. N. Trans Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg., 74, 5, 565, 1980.
3. Aggarwal A., Bhatia A., Naik S. R., Vinayak V. K. Ann. Trop. Med. Parasitol., 2, 77, 163, 1983.
4. Belosevic M., Faubert G. M. Exp. Parasitol., 55, 1, 93, 1983.
5. Bingham A. K., Jarroll E. Z., Meyer E. A. Exp. Parasitology, 47, 1, 284, 1979.
6. Karprzak W., Majewski A. Progr. Protozool. 6th Int. Congr. Protozool., Warszawa, 1975, 1981.
7. Rice E. W., Schalfer F. W. J. of Clinical Microbiology, 14, 6, 709, 1981.

Поступило 15.1 1985 г.

ДИНАМИКА ГЕПАРИНА В КРОВИ ОВЕЦ В ОНТОГЕНЕЗЕ

М. С. ГРИГОРЯН, Л. Г. ТАТЕВОСЯН, Н. В. МАРКАРЯН

Ереванский зоотехническо-ветеринарный институт

Источником гепарина у млекопитающих являются тучные клетки соединительной ткани и базофилы периферической крови.

Гепарин избирательно накапливается в легких, коже, печени, мышцах, желудочно-кишечном тракте и др. и обладает широким спектром биологического действия. Являясь физиологически активным веществом и образуя комплексы с ферментами и гормонами, он выполняет существенную роль в сохранении гомеостаза как в здоровом организме, так и при действии на него различных экстремальных факторов и тем самым участвует в процессах адаптации.

По данным литературы, выделение гепарина тучными клетками является защитным механизмом, способствующим повышению неспецифической резистентности организма. Гепарин повышает активность системы мононуклеарных клеток, макрофагов, лимфоцитов, обезвреживает токсины и вредные продукты.

В доступной нам литературе нет сведений о содержании гепарина в крови овец. В связи с этим мы поставили перед собой задачу изучить содержание гепарина в крови здоровых овец в зависимости от возраста, пола, физиологического состояния и установить его роль в формировании естественной резистентности и адаптации.

Наблюдения проведены на полутонкорунных мясо-шерстных овцах типа корридель. Под опытом находились 38 голов: 14 суягных овцематок, 14 ярок и баранчиков, полученных от этих маток, и 10 интактных овец, служивших контролем. Содержание свободного гепарина определяли в плазме крови по методу Сирман, учитывая время свертывания крови, выраженное в секундах (с).

В результате многократно проведенных исследований было установлено, что у новорожденных ягнят уровень гепарина низкий и равен 3 с, что связано, очевидно, с малоактивным состоянием тучных клеток в этом возрасте. По мере развития в крови ягнят содержание гепарина повышается, в 4 месяца стабилизируется и находится на уровне, определяемом у интактных половозрелых овец, у которых он равен в среднем 5 с. Эту величину мы принимаем за норму у овец.

У овцематок в период суягности отмечается гипергепаринемия (9—11 с), после окота и в период лактации уровень гепарина заметно снижается (4 и 4,7 с соответственно), т. е. претерпевает закономерные адаптивные изменения, в результате чего, наряду с другими физиологиче-

ски активными соединениями, принимает участие в сохранении гомеостаза, необходимого для обеспечения удовлетворительной резистентности и продуктивности.

Таким образом, уровень гепарина в крови может служить объективным тестом экспресс-информации о состоянии резистентности и адаптации и для раннего прогнозирования и отбора высокорезистентного молодняка овец.

7 с., библиогр. 7 язв.

Поступило 24 V 1985 г.

Полный текст статьи деп. в ВИНИТИ, № 4280—8 86 от 11.06.86.

Биолог. ж. Армения, т. 30, № 8, с. 724—725, 1986

УДК 612.32

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ПОЧЕК ПРИ ИНЪЕКЦИИ АТРОПИНА В СУПРАОПТИЧЕСКОЕ ЯДРО ГИПОТАЛАМУСА

А. А. УЗУНЯН

Ирванский государственный университет, кафедра физиологии человека и животных

Опыты проводились на кроликах массой 3,0—3,5 кг, имеющих фистулу мочевого пузыря и канюлю в супраоптическом ядре гипоталамуса.

Исследования проводились при водной нагрузке организма с целью создания сверхнапряженного состояния механизмов, регулирующих водно-солевой обмен.

Через канюлю в супраоптическое ядро вводили 40 мкг атропина, растворенного в 0,04 мл объеме жидкости.

Полученные данные показывают, что инъекция воды в супраоптическое ядро гипоталамуса во время водной нагрузки организма, экстремальным путем снижающая осмотическое давление в этом ядре, приводит к значительной стимуляции механизма регуляции водно-солевого обмена и, следовательно, к интенсивному выделению мочи. В этом же варианте увеличение количества выделенного натрия и калия связано с увеличением объема мочи. При одном и том же гипергидратационном условии организма, введении в супраоптическое ядро изотонического раствора, выделительная функция почек не изменяется, а при инъекции гипертонического раствора—уменьшается.

Установлено, что при водной нагрузке организма инъекция физиологического раствора в супраоптическое ядро не приводит к изменению мочеотделения, а когда в этой жидкости был растворен атропин, количество выделенной мочи увеличивалось. Вероятно, инъекция в супраоптическое ядро атропина, растворенного в физиологическом растворе, тормозит действие холинергических нейросекреторных клеток, которые приводили к уменьшению выделения антидиуретического гормона и, следовательно, увеличению мочеотделения.

Этот вывод сделан на основании полученных нами ранее экспериментальных данных о влиянии ацетилхоллина как стимулятора действия холинэргических нейросекреторных клеток, проявляющемся в уменьшении мочеотделения. Инъекция атропина в супраоптическое ядро, растворенного не в изотоническом, а в гипо- или гипертоническом растворах, почти не изменяет мочеотделение.

Исходя из этих данных можно предположить, что тормозящее влияние атропина на холинэргические нейросекреторные клетки имеет место в изотонической среде.

12 с., библиогр. 5 назв.

Поступило 12.V 1985 г.

Полный текст статьи деп. в ВНИИТИ, № 4284—В86 от 11.06.86

Извест. ж. Армения, т. 39, № 2, с. 725, 1986

УДК 633.14.575.113

ИЗУЧЕНИЕ ГИБРИДНОЙ КАРЛИКОВОСТИ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

М. А. КАЗАРЯН

Институт земледелия Госагропрома Армянской ССР, Ереван

Впервые излагаются результаты исследований по изучению множественных аллелей генов гибридной карликовости (*h dwarfness*) у сортов с генотипом $d_1d_1D_2D_2D_3D_3Th_0$ и Th_2 . С целью выявления множественных аллелей генов D_2D_3 получено и изучено F_1 39 гибридов с генотипом *dwarf 2* (полудетальная форма) и 36—*dwarf 3* (практически нормальная форма). Силу аллелей генов D_2D_3 устанавливали по оценке гибридов F_1 в конце вегетации, учитывая сроки наступления фенокритической фазы и тип образовавшихся *dwarf 1* растений.

Показано, что в пределах каждой группы скрещиваний (внутри $d_1d_1D_2D_2D_3D_3Th_0 \times D_2D_3d_1d_1d_1d_1$ и $d_1d_1D_2D_2D_3D_3Th_2 \times D_2D_3d_1d_1d_1d_1$) степень проявления признака гибридной карликовости различна. На основании полученных экспериментальных данных можно предположить, что изменчивость в проявлении гибридной карликовости в пределах групп с одинаковыми генотипами обусловлена серией множественных аллелей генов D_2D_3 (с фактором-деблокатором *D*-генов и без него). Изученные сорта классифицированы по силе аллелей генов D_2D_3 . Для получения мощных и более продуктивных гибридов *dwarf 2* и *dwarf 3* предлагается вовлечь в скрещивания сорта со слабыми аллелями генов D_2D_3 и D_1 .

8 с., табл. 2, библиогр. 5 назв.

Поступило 27.IV 1981 г.

Полный текст статьи деп. в ВНИИТИ, № 4283—В86 от 11.06.86

СОДЕРЖАНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОРТОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАСТЕНИЙ ТОМАТА

А. Г. АВАКЯН, Е. О. ТАРОСОВА, С. С. ПАПЯН

Селекционно-семеноводческая станция овсше-бахчевых культур
Госагропрома Армянской ССР

Большинство химических элементов входит в состав растений, они участвуют в регуляции физиологических и биохимических процессов, протекающих в них. Состав и содержание зольных элементов в органах различных растений колеблется в широких пределах, познание их имеет определенное научное и практическое значение.

Содержание макро- и микроэлементов в почве и различных органах растений томатов определяли химическим и спектральным методами.

Полученные данные свидетельствуют о том, что изучаемые почвы очень бедны подвижными формами марганца и меди. В начале вегетации (до высадки рассады) содержание химических элементов в них заметно выше, чем в конце.

Установлено, что в различных органах растений томата зольность неодинакова. В вегетативных органах обнаружено 23 элемента: из них 8 макро- и 15 микроэлементов. Преобладающим химическим элементом в корне, стебле, листьях является калий. Содержание его в золе вегетативных органов растений близко к кларковому их количеству. Максимум содержания калия отмечается в стеблях. Содержание фосфора в растении очень низкое по сравнению с кларковым количеством его, что, вероятно, объясняется биологическими особенностями культуры.

В составе зольных элементов большой удельный вес имеют такие микроэлементы, как Si, Ca, Mg, Al, Fe.

Содержание биогенных микроэлементов—марганца, меди, цинка и молибдена—значительно ниже.

В стеблях в отличие от корней отсутствует галлий, но выявлен аргентум. В золе листьев обнаружен кобальт, отсутствует цинк. Содержание тяжелых металлов (Ti, Cr, Pb, Sr и т. д.) в золе вегетативных органов томата сравнительно высокое.

В составе зольных элементов содержание макро- и микроэлементов в листьях выше, чем в других органах.

11 с., табл. 2, библиогр. 5 назв.

Поступило 18.11 1986 г.

Полный текст статьи деп. в ВИНИТИ, № 4279—В86 от 11.06.86.

ПЕРСПЕКТИВНЫЙ АССОРТИМЕНТ ОЗЕЛЕНЕНИЯ г. КИРОВАКАНА

А. Г. АБРАМЯН, Л. А. ХАЧАТРЯН, Н. Г. ПИЦАКЯН

Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван

Для разработки перспективного озеленительного ассортимента г. Кировакана проведено обследование состояния и определение видового состава деревьев и кустарников зеленых насаждений города и его окрестностей.

Всего зарегистрировано 121 вид растений, встречающихся в озеленении города, из коих 14 хвойных. Визуальной оценкой установлено, что 33 из них по своим биоэкологическим особенностям не соответствуют местным условиям или не представляют декоративной ценности, поэтому они должны быть исключены из перспективного ассортимента. Из выявленных многие высокодекоративные виды, такие как дуб летний, береза Литвинова, сосна крымская, можжевельник казацкий, кипарис арizonский, хеномелес японский и др., встречаются в ограниченном количестве. Очень мало использовано вьющихся и лазящих видов, в то время как в г. Кировакане они очень перспективны. В то же время в насаждениях не обнаружен ряд высокодекоративных видов, которые по своим биоэкологическим свойствам могут успешно произрастать в этих условиях.

На основании проведенных исследований разработан перспективный ассортимент деревьев и кустарников с указанием области их использования в Кировакане. Список включает 101 вид культураров, из коих хвойных деревьев 14, листопадных—39, вечнозеленых кустарников—2, листопадных кустарников—43, листопадных лиан—3.

9 с., библиогр. 4 назв.

Поступило 29 II 1986 г.

Полный текст статьи деп. в ВИНИТИ, № 4231—В86 от 11.06.86.

С. К. КАРАПЕТЯН

(к 80-летию со дня рождения)



В мае текущего года научная общественность республики отмечала 80-летие со дня рождения и 50-летие научно-педагогической деятельности одного из учредителей Академии наук Армянской ССР академика АН Армянской ССР, заслуженного деятеля науки Армянской ССР, доктора биологических наук, профессора Саака Карапето-вича Карапетяна, крупного специа-листа в области физиологии сель-скохозяйственных животных.

С. К. Карапетян родился 16-го мая 1906 г. в селе Армавир Арм. ССР. В 18 лет вступил в ряды ком-сомола и возглавил боевую дружи-ну по борьбе с бандитами. В 1928 году экстерном окончил Эчмиа-дзинскую среднюю школу. В 1928—1930 гг. С. Карапетян служил в ря-дах Красной Армии политруком эс-кадрона, затем был избран членом военного трибунала Закавказской Краснознаменной Армии. В 1930 году С. Карапетян поступил на зоо-

технический факультет Ереванско-го зооветеринарного института, ко-торый окончил в 1933 году. В 1931 году С. Карапетян вступил в ряды КПСС. После окончания институ-та работал в ЦК КП Армении в должности заведующего сектором агротехнической пропаганды, а за-тем до 1936 г. в Сисианском райо-не сначала главным зоотехником, а в дальнейшем директором круп-ного совхоза. В 1938 г. С. Карапе-тян защитил кандидатскую диссер-тацию и в том же году был назна-чен заместителем председателя Ар-мянского филиала АН Армянской ССР по науке. В 1943 г. был из-бран действительным членом—ос-нователем Академии наук Армян-ской ССР. С 1940 по 1944 гг. С. Ка-рапетян был секретарем ЦК КП Армении по культуре и пропаганде, затем—народным комиссаром ино-странных дел и заместителем пред-седателя Совета народных комис-саров Армянской ССР. В 1947 г. С. Карапетян назначается предсе-дателем Совета Министров Армян-ской ССР и на этом посту находил-ся до конца 1952 г.

Широка и многогранна не толь-ко государственная деятельность С. Карапетяна. Обширен также ди-апазон его научных интересов. Воз-главляя созданную по его инициа-тиве в 1957 г. в Институте физио-логии АН Армянской ССР лабора-торию физиологии сельскохозяй-ственных животных, С. Карапетян разворачивает большую творче-

скую работу и вместе со своими учениками разрабатывает самые разнообразные вопросы, касающиеся физиологии сельскохозяйственных животных.

Изучая механизмы светового воздействия на жизнеспособность и продуктивность сельскохозяйственных птиц, на морфологические и биохимические изменения эндокринных, репродуктивных и других органов, С. Карапетян показал, что дополнительное освещение повышает годовую яйценоскость домашних птиц, способствует лучшему росту и развитию молодняка, ускоряет их половое созревание, активизирует общий метаболизм и высшую нервную деятельность. Результаты этих исследований обобщены в монографии «Роль света в физиологической стимуляции животного организма» (Ереван, 1961 г.) и решением Научно-технического совета МСХ СССР с 1953 г. внедрены во всех птицефабриках, колхозах и совхозах страны.

Ценный вклад внес С. Карапетян в изучение физиологии размножения и регуляции функции воспроизведения. Им установлена ведущая роль больших полушарий головного мозга в нейроэндокринной регуляции воспроизводительной функции сельскохозяйственных животных. Показано, что полная экстирпация больших полушарий головного мозга приводит к необратимому выпадению функции воспроизведения. Важным итогом многолетней научно-исследовательской работы С. Карапетяна является его капитальный монографический труд «Биологические основы повышения продуктивности и пути интенсификации птицеводства в Армянской ССР», успешно защищенный в 1961 г. в качестве докторской дис-

сертации. В монографии рассматриваются актуальные вопросы развития птицеводства в Армении, по-прежнему освещены вопросы специализации хозяйств, выбора выращиваемой породы и многие другие.

С. Карапетян является одним из признанных селекционеров страны. Результаты его многолетних селекционно-генетических исследований увенчались выведением новой высокопродуктивной породы кур, которая была утверждена Министерством сельского хозяйства СССР и названа «ереванская». Немаловажное значение имеют многолетние работы С. Карапетяна по изучению влияния различных видов лучистой энергии на механизмы нейроэндокринной регуляции ооцитной функции организма, рост, развитие и продуктивность сельскохозяйственных животных. Результаты этих экспериментов обобщены в монографиях «Действие ионизирующей радиации на оогенез» (Ереван, 1967 г.), «Биологическое действие искусственных источников ультрафиолетового излучения на животный организм» (Ереван, 1977 г.) и «Действие ионизирующей радиации на эмбриогенез и гистогенез некоторых органов домашней птицы» (Ереван, 1980).

Значительное место в научной деятельности С. Карапетяна занимают исследования, посвященные изучению особенностей высшей нервной деятельности, амниообразования в различных отделах центральной нервной системы и генеративных органах, а также роли симпатомедиаторных механизмов терморегуляции у млекопитающих и птиц.

В своих исследованиях С. Карапетян особое внимание обращал на практическое применение резуль-

татов изучаемой проблемы. С этой точки зрения особый интерес представляют работы по изучению физиологических основ белково-витаминного кормления сельскохозяйственных животных, возможностей повышения жирномолочности местных пород коров и ряда других вопросов.

Однако этим не исчерпывается вся тематика работ С. Караяетяна, она гораздо шире. Результаты его научной деятельности обобщены в 350 научных работах и 15 монографиях, доложены в Японии, США, Мексике, Испании, Индии, ФРГ и других странах мира. Под его руководством защищены 20 кандидатских и 4 докторские диссертации. С. Караяетян свою научную деятельность успешно сочетая с педагогической и общественной работой. В течение ряда лет он руководил кафедрой физиологии человека и животных Ереванского педагогического института им. Х. Абовяна. Более 17 лет избирался председателем Армянского физиологического общества, членом центрального совета Всесоюзного общества физиологов им. И. П. Павлова,

Объединенного научного совета «Физиология человека и животных» при АН СССР, Координационного совета по проблеме «Физиологические и биохимические основы повышения продуктивности животноводства» при ВАСХНИИ, членом редакционного совета «Биологического журнала Армении» и трех международных ассоциаций по физиологическим наукам. Неоценимы заслуги С. К. Караяетяна в развитии физиологической науки в Армении, решении ряда фундаментальных проблем физиологии с.-х. животных.

Партия и правительство высоко оценили трудовую деятельность С. Караяетяна. Он награжден рядом орденов и медалей. Академия наук Армянской ССР в 1974 г. за крупные заслуги в области науки удостоила С. Караяетяна «Ветскаягир», а Всесоюзное общество «Знание» наградило его золотой медалью им. акад. С. И. Вавилова.

Поздравляя юбиляра, выражаем ему наше искреннее глубокое уважение как талантливому ученому и организатору науки и желаем крепкого здоровья.

О. Г. БАКЛАВАДЖЯН,
Р. А. АРУТЮНЯН

Редколлегия и редакция «Биологического журнала Армении» присоединяются к этим теплым поздравлениям.

